ARCHIVES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

publiées par MM. les Professeurs-Administrateurs

SEPTIÈME SÉRIE



TOME VII

ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, Rue Geoffroy-St-Hilaire — Paris Ve

1960

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Paraît depuis 1895, 6 numéros par an. Contient des articles originaux sur toutes les branches des sciences naturelles.

1re SÉRIE : 1895 à 1928, t. I à XXXIV.

2e SÉRIE : en cours, depuis 1929 (t. 32 en 1960).

Abonnement : France : 15 NF, Étranger : 20 NF payable comptant à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'histoire naturelle, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e) ou par chèque bancaire ou par versement au C.C.P. Paris 9062-62.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Paraissent depuis 1935, sans périodicité. Contiennent des monographies.

— 30 tomes, parus de 1935 à 1950. Liste sur demande.

— Nouvelle série en 4 parties depuis 1950 : A. Zoologie. B. Botanique. C. Sciences de la terre. D. Sciences physico-chimiques.

Prix variables suivant fascicules.

NOTES ET MÉMOIRES SUR LE MOYEN-ORIENT

Paraissent depuis 1933. In-4o, sans périodicité. Tome 7, 1959. VI - 282 p., fig., 12 pl. 52,50 NF.

Prix variables suivant les tomes.

PUBLICATIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Paraissent depuis 1933, sans périodicité. Contiennent des monographies scientifiques ou biographiques.

Prix variables suivant les tomes.

ANNUAIRE DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Paraît depuis 1939. 7e année, 1953, 172 p., 3 NF. 8e année, 1959, 152 p. 2,50 NF.

CATALOGUE DE L'EXPOSITION DU TROISIÈME CENTENAIRE

Paru en 1935. 150 p., 8 pl., France : 2 NF, Étranger : 3 NF.

LES GRANDS NATURALISTES FRANÇAIS

1. **Buffon**, 1952, 245 p., 25 pl., France : 16 NF, Étranger : 20 NF.
2. **Tournefort**, 1957, 323 p., 46 pl., France : 39 NF, Étranger : 44 NF.
3. **Jacquemont**, 1959. 461 p., 51 pl., France : 70 NF, Étranger : 75 NF.

GUIDE GÉNÉRAL DU JARDIN DES PLANTES

Paru en 1954, réédité en 1957, 32 p., fig., 3 plans, 1,50 NF.

Toutes ces publications peuvent s'obtenir par échange.

ARCHIVES

DU

MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

SEPTIÈME SÉRIE

LISTE
PAR ORDRE D'ANCIENNETÉ DES PROFESSEURS-ADMINISTRATEURS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Arrêtée au 1er Octobre 1959

NOM	CHAIRE	DATE de l'entrée en fonctions
*Édouard BOURDELLE (1) . .	Zoologie (Mammifères et Oiseaux).	16 Juillet 1926.
*René JEANNEL	Entomologie.	1er Octobre 1931.
*Henri HUMBERT	Phanérogamie.	1er Octobre 1931.
*André GUILLAUMIN	Culture.	10 Décembre 1932.
*Camille ARAMBOURG. . . .	Paléontologie.	1er Novembre 1936.
Jean ORCEL	Minéralogie.	1er Mai 1937.
*Louis FAGE	Zoologie (Vers et Crustacés).	1er Décembre 1937.
René ABRARD	Géologie.	20 Décembre 1941.
Paul VAYSSIÈRE	Entomologie agricole tropicale.	1er Janvier 1942.
Théodore MONOD.	Pêches d'Outre-mer.	18 Août 1942.
Jacques MILLOT	Anatomie comparée.	1er Mars 1943.
Maurice FONTAINE	Physiologie générale.	15 Mars 1943.
Édouard FISCHER	Malacologie.	1er Décembre 1943.
Roger HEIM	Cryptogamie.	1er Août 1945.
*Auguste LOUBIÈRE	Anatomie comparée des Végétaux vivants et fossiles.	1er Août 1945.
Roland PORTÈRES	Agronomie tropicale.	1er Avril 1948.
Jacques BERLIOZ	Zoologie (Mammifères et Oiseaux).	1er Avril 1949.
Yves LE GRAND.	Physique appliquée aux Sciences naturelles.	1er Juillet 1949.
*Henri-Victor VALLOIS . . .	Ethnologie des Hommes actuels et des Hommes fossiles.	1er Mars 1950.
*Lucien CHOPARD	Entomologie.	1er Août 1951.
Henri LACOMBE.	Océanographie Physique.	1er Mars 1955.
Max VACHON	Zoologie (Vers et Crustacés).	1er Juin 1955.
*Georges KUHNHOLTZ-LORDAT	Écologie et Protection de la Nature.	1er Juillet 1955.
Eugène SÉGUY	Entomologie.	1er Janvier 1956.
Jean-Pierre LEHMAN. . . .	Paléontologie.	1er Avril 1956.
Jacques NOUVEL	Éthologie des Animaux sauvages.	1er Août 1956.
Jean GUIBÉ	Zoologie (Reptiles et Poissons).	1er Juillet 1957.
Charles MENTZER.	Chimie appliquée aux corps organisés.	1er Février 1958.
André AUBRÉVILLE	Phanérogamie.	1er Juillet 1958.
Pierre DONZELOT	Physique végétale.	1er Juillet 1960.

(1) L'astérisque s'applique aux Professeurs honoraires.

ARCHIVES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

publiées par MM. les Professeurs-Administrateurs

SEPTIÈME SÉRIE



TOME VII

ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, Rue Geoffroy-St-Hilaire — Paris V^e^

1960

SOMMAIRE

HOMMAGE RENDU PAR LA SOCIÉTÉ DES AMÉRICANISTES A LA MÉMOIRE D'ALEXANDRE DE HUMBOLDT

A L'OCCASION DU CENTENAIRE DE SA MORT

La Société des Américanistes a consacré sa séance du 4 novembre 1959 à la mémoire d'Alexandre de HUMBOLDT.

Sous la présidence de M. Marcel BATAILLON, Administrateur du Collège de France, M. Henri LEHMANN, sous-directeur au Musée de l'Homme, M. Jean ORCEL, professeur au Muséum, Mme G. SOUSTELLE, chargé de recherches au C. N. R. S., au nom de M. José MIRANDA (de l'Institut d'Histoire de l'Université Nationale autonome de Mexico), ont présenté des communications sur l'œuvre d'Alexandre de HUMBOLDT.

Celle de M. José MIRANDA rédigée en espagnol avait été traduite par Mme SOUSTELLE.

Nous sommes heureux de reproduire ci-après les textes intégraux de ces études.



Imp Lemercier, Paris

Autoportrait d'A. DE HUMBOLDT, fait devant une glace. Lithographie d'après l'original perdu. Paris 1814. Époque où il prenait des leçons de peinture chez François Gérard (1770-1837) avec son jeune ami Von Steuben.

QUELQUES ASPECTS
DU CARACTÈRE UNIVERSEL
DE L'ŒUVRE
D'ALEXANDRE DE HUMBOLDT

par M. Henri LEHMANN,

Sous-Directeur au Musée de l'Homme.

Il y a cent ans — exactement le 6 mai 1859 — mourait un savant mondialement connu et estimé, Alexander von Humboldt. Parmi d'innombrables et précieux apports à la science, Humboldt a rénové les études américanistes. Aussi notre Société se doit-elle d'évoquer sa mémoire.

Les Américanistes lui ont déjà à plusieurs reprises rendu hommage. Une première fois en 1904, au Congrès de Stuttgart, Ernest Théodore Hamy, professeur au Muséum et premier directeur du Musée d'Ethnographie du Trocadéro, parla du naturaliste allemand et de son compagnon le botaniste français Bonpland à l'occasion du centenaire de leur retour en Europe après leur voyage sur le continent américain. Une médaille fut frappée en leur honneur.

De nouveau en 1910, pour le cinquantenaire de la mort de Humboldt, ses travaux sur la géographie du Mexique furent exposés par l'Allemand Eugène Oberhammer devant le Congrès de Mexico.

Mais Humboldt n'avait pas limité ses études américaines aux sciences naturelles et à la géographie. Il s'était aussi intéressé aux civilisations précolombiennes. Ses essais dans ce domaine sont un peu tombés dans l'oubli depuis que notre science a fait un si grand bond en avant. Mais ce bond, elle l'a fait grâce à l'impulsion que lui avait imprimée Humboldt. C'est pourquoi il convient de rappeler cette extraordinaire figure.

Humboldt fut l'homme le plus universel de son temps. Naturaliste, minéralogiste, géologue, botaniste, géographe, et à l'occasion archéologue, il réalisa ses travaux sur trois continents, publia de nombreux et savants ouvrages en trois langues, sans cesser de mener une vie sociale et, par certains côtés, politique d'une grande activité.

A notre époque de spécialisation, un homme comparable à Humboldt est inconcevable. Dans toutes les branches de la science, les connaissances se sont tellement multipliées que l'étude dispersée n'est plus possible. Il n'y a plus de minéralogistes ou de botanistes qui

soient en même temps au courant des derniers développements de l'ethnologie ou de la sociologie. A l'intérieur même de l'Américanisme, les archéologues ne font pas d'océanographie, pas plus que les ethnologues ne s'occupent d'astronomie, ou les anthropologues de musicologie ou de linguistique. De nos jours, un savant qui, comme HUMBOLDT, toucherait à tout, serait nécessairement superficiel. On le traiterait de journaliste, d'« explorateur » au sens péjoratif du terme.

Or HUMBOLDT n'était rien de tout cela. Loin de se contenter d'effleurer les problèmes en surface, il allait au fond, et c'est pourquoi ses travaux ont pu être utilisés par la suite par les chercheurs dans les domaines les plus multiples.

Un jugement porté sur lui par GŒTHE — dont on connaît le sens critique — est très révélateur. HUMBOLDT avait fait une visite au grand écrivain allemand à Weimar en 1826, lors d'un de ses voyages entre Berlin et Paris. GŒTHE confia ses impressions à son fidèle ECKERMANN qui les rapporte textuellement :

« Alexander VON HUMBOLDT ist diesen Morgen einige Stunden bei mir gewesen. Was ist das für ein Mann ! — Ich kenne ihn so lange und doch bin ich von neuem über ihn in Erstaunen. Man kann sagen, er hat an Kenntnissen und lebendigem Wissen nicht seines Gleichen. Und eine Vielseitigkeit, wie sie mir gleichfalls noch nicht vorgekommen ist. Wohin man rührt, er ist überall zu Hause und überschüttet uns mit geistigen Schätzen. Er gleicht einem Brunnen mit vielen Röhren, wo man überall nur Gefässe unterzuhalten braucht und wo es immer erquicklich und unerschöpflich entgegenströmt. Er wird einige Tage hier bleiben und ich fühle schon, es wird mir sein, als hätte ich Jahre verlebt. * »

Quelles étaient les origines de cet homme exceptionnel ?

Le baron Alexandre DE HUMBOLDT était issu d'une famille de la vieille noblesse prussienne. Son père était chambellan du roi Frédéric le Grand. Son frère Guillaume fut un homme d'État très en vue.

Alexandre n'avait que huit ans lorsque son père mourut. Son éducation fut confiée à un excellent précepteur qui lui donna une très solide instruction. A 18 ans, Alexandre commença ses études universitaires. Il entra d'abord à l'Université de Francfort-sur-Oder; puis, changeant d'université tous les ans comme le faisaient alors les étudiants allemands, il alla successivement à Berlin et à Göttingen. Il étudia le droit, la technologie, le grec, la philosophie, et finalement les sciences naturelles, qui devaient devenir son principal champ d'activité. Son premier ouvrage, écrit à 21 ans, traite d'ailleurs d'une question scientifique : les Basaltes du Rhin.

A cette époque, Alexandre DE HUMBOLDT fit une rencontre qui eut une influence décisive sur sa vie : celle d'un jeune homme, George FORSTER, qui avait pris part aux expéditions du capitaine Cook dans les Mers Australes. Les récits de FORSTER enthousiasmaient Alexandre. Les deux jeunes gens nouèrent une étroite amitié. Ils voyagèrent ensemble en Belgique, en Hollande, en Angleterre et en France.

* « *Alexandre DE HUMBOLDT a passé quelques heures chez moi ce matin. Quel homme ! Je le connais depuis bien longtemps, et pourtant il me cause toujours une nouvelle surprise. On peut dire que ses connaissances et son savoir sont inégalés. Je n'ai jamais vu d'esprit aussi universel. Quel que soit le sujet abordé, il s'y sent comme chez lui et prodigue des trésors d'esprit. Il est comme une fontaine à nombreux robinets : il suffit de tendre des vases pour recueillir le flot précieux et intarissable. Il ne va rester ici que quelques jours, mais je sens que j'aurai l'impression d'avoir passé des années avec lui.* »

HUMBOLDT fit également de nombreuses excursions dans l'Erzgebirge, ainsi que dans le Tyrol, en Italie du Nord et en Suisse, avec un camarade de l'École des Mines de Freiberg, Freiesleben. Les deux étudiants, fort intéressés par la géologie, se plaisaient à examiner les terrains de ces régions montagneuses.

HUMBOLDT était entré à l'École des Mines de Freiberg à 22 ans. Le directeur de cette école était le célèbre spécialiste en géognosie WERNER. Il avait remarqué la publication du jeune homme sur les Basaltes du Rhin, et il l'engagea à entreprendre l'étude de la Flore des Mines. Le résultat de ces recherches fut publié quelques années plus tard sous le titre : « *Flora subterranea Fribergensis et aphorismi ex physiologia chemica plantarum* ». Il faut noter ici la difficulté que représentaient à cette époque les travaux sur la chimie. Il n'existait pas de chaire de chimie à Freiberg, et pour se familiariser avec les méthodes encore nouvelles de la chimie moderne, HUMBOLDT avait dû assimiler les ouvrages de BERTHOLLET, de LAVOISIER et de plusieurs autres.

A 23 ans, HUMBOLDT était déjà un minéralogiste connu et estimé. Le Département des Mines du gouvernement prussien le chargea de réorganiser l'exploitation des mines de Goldkronach. Dans cette nouvelle charge, HUMBOLDT put mener de front l'étude pratique de la minéralogie et les recherches purement scientifiques. Il fonda bientôt une nouvelle École des Mines qu'il dirigea pendant cinq ans.

Son activité scientifique ne se bornait pas à la minéralogie. Intéressé par les expériences de GALVANI sur les contractions musculaires provoquées artificiellement et par sa théorie sur l'électricité particulière aux animaux, il s'adonna un temps à l'anatomie, pratiquant sur lui-même des expériences, et publia en 1797 une étude sur les réactions des muscles et des nerfs aux excitations. A la même époque il s'accoutuma au maniement des instruments de physique, mesurant la distance angulaire des astres, leur hauteur au-dessus de l'horizon, au moyen du sextan, etc.

Cependant, il restait imprégné des récits de son ami FORSTER et rêvait d'une grande expédition scientifique dans un pays lointain. En 1796, sa mère était morte. Rien ne le retenait en Prusse, et il se mit en quête d'une possibilité de départ. Plusieurs occasions se présentèrent. Il fut d'abord invité par le richissime Lord BRISTOL à participer à une expédition en Haute-Égypte. Il allait partir lorsque la campagne de Bonaparte en Égypte fit échouer le projet — Lord BRISTOL fut, bien à tort, soupçonné d'espionnage, et arrêté.

HUMBOLDT se rendit alors à Paris où les spécialistes du Jardin des Plantes préparaient un voyage autour du monde par les Mers Australes. Ils acceptèrent volontiers de s'adjoindre HUMBOLDT qui, muni de tous ses instruments de physique, devait faire des calculs dans différents points du globe. Mais de nouveau le projet échoua par suite de la situation politique : le gouvernement du Directoire refusa les crédits en raison de la menace de guerre franco-allemande.

A Paris, HUMBOLDT s'était lié avec le médecin et botaniste français BONPLAND, qui lui aussi souhaitait entreprendre un voyage d'étude. A défaut d'un tour du monde, les deux hommes acceptèrent l'invitation d'un armateur suédois dont une frégate devait faire la traversée Marseille-Alger. Ils se rendirent à Marseille et commencèrent à attendre la frégate. Chaque jour, ils montaient à Notre-Dame-de-la-Garde pour scruter l'horizon. Vainement, la voile attendue n'apparaissait jamais. Au bout de deux mois, ils apprirent que le bateau, pris dans une tempête au large des côtes du Portugal, avait subi des avaries, et avait dû se réfugier dans le port de Cadix où il était en réparation.

Les deux amis ne se laissèrent pas décourager. Ils faillirent partir pour Tunis, mais y renoncèrent en apprenant que le gouvernement tunisien d'alors faisait incarcérer tous les Français. C'est finalement en Espagne qu'ils décidèrent d'aller attendre une meilleure conjoncture politique. Ils s'y rendirent par petites étapes, tout en procédant à des observations et à des calculs astronomiques entre autres sur l'intensité et l'inclinaison magnétiques — observations qu'ils transmirent ensuite à l'astronome français DELAMBRE. Ils mirent plusieurs mois à gagner Madrid. Là ils entrèrent en rapport avec l'ambassadeur de Saxe, qui se trouvait être un minéralogiste amateur. Cet ambassadeur les présenta au ministre espagnol des Affaires étrangères, Don Mariano Luis DE URQUIJO. Celui-ci se rendit parfaitement compte qu'il avait affaire à une personnalité tout à fait supérieure. Le voyageur ne pouvait d'autre part inspirer aucun soupçon car il n'était recommandé par aucun gouvernement. Le ministre lui accorda donc sans difficulté toutes les autorisations et visas nécessaires pour un voyage dans les possessions espagnoles de l'Amérique et de l'Océan Indien. Les titres stipulaient que M. DE HUMBOLDT était autorisé à introduire dans les territoires espagnols tous les instruments de précision qu'il jugeait nécessaires, et à y faire toutes les recherches astronomiques et autres ayant pour but l'avancement de la science.

Le 5 juin 1799, Alexandre DE HUMBOLDT, alors âgé de 30 ans, s'embarquait à bord du « Pizarro » avec son ami BONPLAND, pour la première de ses grandes expéditions scientifiques.

Comme on le voit, HUMBOLDT n'avait pas délibérément choisi d'aller en Amérique. Il voulait à tout prix participer à une grande expédition. Mais s'il avait réussi à partir pour la Haute-Égypte, ou pour l'Algérie ou la Tunisie, il n'aurait peut-être jamais mis le pied sur le continent américain. Cependant, le jour où il s'embarqua à bord du « Pizarro », l'Américanisme moderne prenait le départ. C'est pourquoi je me suis étendu — peut-être outre mesure — sur les vicissitudes de notre pionnier.

Le voyage de HUMBOLDT et BONPLAND, au cours duquel ils traversèrent la moitié du continent américain, dura cinq ans. Leur itinéraire peut se diviser en plusieurs tronçons.

Débarqués au Venezuela, ils s'engagent d'abord dans le dédale de l'Orénoque et de ses affluents. Les difficultés matérielles, considérables, ne les arrêtent pas. Ils parcourent trois cent soixante-quinze milles en dix-huit mois, en pirogues et à pied, pour revenir finalement à leur point de départ, Cumana. Une série de déterminations astronomiques, réalisée en cours de route, leur permet de confirmer la thèse longtemps contestée de la division en fourche de l'Orénoque.

Au début de 1801, ils s'embarquent pour Cuba où ils restent plusieurs mois. Mais apprenant que la grande expédition aux Mers Australes du Jardin des Plantes de Paris a finalement quitté la France, ils décident d'aller la rejoindre quelque part sur les côtes occidentales du continent Sud-Américain. Voici nos deux voyageurs partis de Cartagène des Indes. La mauvaise saison les empêche de rejoindre Panama. Qu'à cela ne tienne ! Ils s'engagent à l'intérieur de la Colombie. Ils remontent le rio Magdalena pendant cinquante-quatre jours, jusqu'à Honda, d'où ils montent vers Bogotá. Le temps de mener à bien une étude de la savane, et les voilà de nouveau qui entreprennent une randonnée fantastique qui les conduit jusqu'à Quito. Pour qui connaît la région, ce voyage à dos de mule et avec des bêtes de somme pour le transport des instruments et des bagages apparaît comme un rare exploit sportif. Le Quindío, Cartago, Quilichao, Popayán et Pasto sont leurs principales étapes en territoire colombien. Aussi souvent que possible, ils s'arrêtent pour calculer les

coordonnées des lieux. Ils font au passage l'ascension du volcan de Puracé, étudient la configuration de la Cordillère Centrale à sa naissance près d'Almaguer. Quatre mois après avoir quitté Bogotá, recrus de fatigue, ils arrivent à Quito.

Les cinq mois suivants, les voyageurs les consacrent à l'exploration des volcans qui entourent la ville. Ils font l'ascension du Chimborazo qui, avec ses 18.096 pieds, représente alors la plus grande altitude jamais atteinte par l'homme. Puis ils se dirigent vers le Pérou par la Cordillère, montent au Páramo de Assuay, descendent vers la vallée du Haut-Amazone et débouchent enfin sur le haut plateau de Cajamarca. C'est là que pour la première fois ils voient des vestiges de civilisations indigènes — dans ce cas particulier, de la civilisation incasique. Ils rejoignent la côte du Pacifique près de Trujillo et la longent jusqu'à Lima, pour apprendre que la mission française, modifiant son itinéraire, n'a pas pris la route de l'Ouest, mais celle du Cap de Bonne-Espérance.

Cette fois, ils renoncent définitivement aux Mers Australes et remontent vers le Nord. A la fin de 1802, ils s'embarquent à Callao pour Guayaquil et Acapulco, où ils arrivent le 23 mars 1803.

Au Mexique, ils restent près d'un an — exactement jusqu'au 7 mars 1804 — mais non pas en sédentaires. Ils ne cessent de parcourir le pays en tous sens. Ils ont rejoint la capitale par la route classique via Taxco et Cuernavaca. Ils la quittent bientôt après pour visiter les États de Guanajuato et Michoacan, d'où ils descendent sur le Pacifique pour faire des relevés de la côte près du volcan Jorullo.

De nouveau, ils rencontrent des vestiges archéologiques. Ils en sont si fortement impressionnés, qu'à partir de ce moment, ils ne se bornent plus à étudier l'aspect physique des régions traversées, ils s'intéressent aussi à leur passé. Tout de suite, avec une sûreté de jugement infaillible, HUMBOLDT commence à recueillir les premiers éléments de collections qu'il complètera et classera pendant un second séjour dans la capitale. Ce savant hors classe fait preuve, dans ce nouveau domaine, d'un goût d'artiste. Il se trouve à Mexico quand les collections de l'astronome Antonio DE LEON Y GAMA sont vendues aux enchères. Il achète 16 fragments de manuscrits (14 pièces en réalité, deux ayant été coupées) provenant de la collection du Milanais BOTURINI. A son retour en Europe, il en fera don à la Bibliothèque Royale de Berlin. Tous ces manuscrits ont été analysés par le célèbre archéologue Eduard SELER et publiés à l'occasion du IV[e] centenaire de la découverte de l'Amérique.

Disons tout de suite que HUMBOLDT donna aussi aux musées de Berlin la quasi-totalité des collections archéologiques qu'il avait constituées en Amérique, en particulier le fameux disque sculpté qui portait son nom, la *Humboldt plate*. C'était une des pièces maîtresses du Musée d'Ethnographie de Berlin, ainsi que quelques mosaïques en turquoise. Malheureusement, tout a été détruit pendant la dernière guerre mondiale.

Quant aux herbiers et autres collections d'histoire naturelle de HUMBOLDT, ils sont entrés dans les différents services du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris où ils se trouvent toujours.

Mais rejoignons nos voyageurs au Mexique. Ils reprennent leurs travaux géographiques en janvier 1804, avec l'ascension du volcan de Toluca et du Cofre de Perote dont ils relèvent les coordonnées. Puis ils se dirigent vers la plaine de Veracruz dans le but de mesurer la déclivité du haut plateau central vers l'Atlantique. Des calculs similaires effectués vers le Pacifique leur permettent d'établir les premières projections verticales du Mexique.

Au printemps ils retournent à La Havane où HUMBOLDT complète la documentation qu'il a commencé de recueillir lors de son premier passage, trois ans auparavant, en vue d'un essai politique sur Cuba. Enfin, dernière étape de leur périple à travers le Nouveau Monde, les deux compagnons débarquent à Philadelphie en mai. La renommée de HUMBOLDT l'a précédé aux États-Unis, et le président JEFFERSON, vivement intéressé par ses travaux, l'invite à passer plusieurs semaines à la Maison-Blanche.

HUMBOLDT et BONPLAND quittent l'Amérique le 9 juillet 1804 et arrivent à Bordeaux le 3 août. La première grande expédition scientifique dans le nouveau continent a pris fin.

HUMBOLDT rentrait en France au moment précis où les guerres napoléoniennes mettaient aux prises l'Empire français et le Royaume de Prusse. Il n'en fut pas moins accueilli à Paris avec tous les honneurs dus à un savant respecté, membre étranger de l'Académie des Sciences. Il vécut d'ailleurs dans la capitale française pendant les vingt-trois années qui suivirent, et c'est là qu'il élabora ses multiples travaux américains. Il avait de la langue française la même maîtrise que de sa langue maternelle et écrivit ses ouvrages en français.

L'ensemble de son œuvre est un monument énorme qui atteste de la diversité des études auxquelles il s'était consacré pendant ses cinq années de voyage. De nombreux savants y participèrent. Elle comprend six sections :

1° La première est la plus connue. C'est le « Voyage aux Régions équinoxiales du Nouveau Continent », par A. DE HUMBOLDT et A. BONPLAND. Il contient une partie historique, suivie des « Vues des Cordillères et Monuments des peuples indigènes de l'Amérique », qui constituent le premier travail raisonné sur les anciennes civilisations américaines. C'est ce travail qui fait considérer HUMBOLDT comme le précurseur de l'Américanisme. Depuis sa première édition en 1810, il est devenu un ouvrage de base utilisé par toutes les générations d'américanistes;

2° La deuxième section de l'œuvre de HUMBOLDT est intitulée : « Observations de Zoologie et d'Anatomie comparée », 2 t., 1805-32. C'est une série d'études portant sur des mammifères, des oiseaux, des poissons, les crocodiles, ainsi que sur des crânes mexicains et péruviens déposés au Muséum;

3° La troisième section est un « Essai politique sur le Royaume de la Nouvelle Espagne » (1re éd. Paris, 1811). C'est le premier ouvrage traitant de tous les aspects du Mexique : géographie physique, géographie humaine, coutumes, anciennes civilisations, divisions politiques, etc.;

4° La quatrième section a pour titre : « Observations astronomiques, opérations trigonométriques et mesures barométriques, rédigées et calculées par Jabbo OLTMANNS » (Paris, 1808-10). On y trouve réunies toutes les observations faites par HUMBOLDT sur le passage du soleil au méridien, les éclipses du soleil et de la lune, 459 relevés d'altitude effectués au Mexique, au Venezuela, en Colombie et en Équateur, etc.;

5° Dans la cinquième section, parue en 1807, HUMBOLDT a réuni toutes ses observations sur la physique générale et la géologie;

6° Enfin, la sixième section est consacrée à la botanique, et comprend tous les travaux de BONPLAND. Elle a paru entre 1805 et 1834, et est divisée en six parties : Plantes équinoxiales, Monographie des Melastômes, Rhexia et autres genres du même ordre, etc.

Toute la collection des ouvrages de HUMBOLDT, qui n'était d'ailleurs pas complète en 1834, valait 10.000 francs, ou 500 louis d'or.

En outre, il avait publié un Essai sur la géographie des plantes et un Tableau physique des régions équinoxiales en 1805, ainsi que son ouvrage fondamental, « Examen critique de l'histoire de la géographie du Nouveau Continent », qui traite de l'époque de la découverte et des premières relations entre l'Ancien et le Nouveau Monde.

Il n'est pas sans intérêt de souligner que tous les travaux essentiels de HUMBOLDT sur l'Amérique ont été publiés d'abord à Paris et en français.

Après son séjour à Paris, HUMBOLDT poursuivit pendant de longues années encore, en Allemagne et dans d'autres parties du monde, ses études de géophysique qui étaient la base de son activité scientifique, mais il ne revint jamais aux recherches sur les anciennes civilisations américaines.

Il avait été rappelé à Berlin en 1827 par le roi de Prusse et avait commencé à l'Université un cours très brillant sur les causes des différences de températures dans le monde, lorsque le Tzar Nicolas de Russie l'invita à diriger une importante expédition en Asie. Il s'agissait de recherches en Asie du Nord, dans l'Oural et l'Altaï, en Dzoungarie chinoise et jusqu'à la Mer Caspienne. Le gouvernement russe assumait les frais de l'expédition. HUMBOLDT se rendit en Russie en 1829 et, en compagnie des professeurs EHRENBERG et Gustav ROSE, de Berlin, parcourut l'itinéraire fixé en près de neuf mois. La partie historique de ce voyage a été traitée par ROSE. HUMBOLDT publia lui-même le résultat de ses études à Paris en 1843 sous le titre : « Asie Centrale. Recherches sur les chaînes de montagnes et la climatologie comparée ». Le bibliographe de HUMBOLDT, H. KLETKE, estime que c'est un ouvrage d'une valeur inestimable pour la science.

A l'âge de 76 ans, HUMBOLDT entreprit d'élaborer une synthèse philosophique de ses différentes études, qu'il publia dans un recueil en quatre tomes appelé « Cosmos ». Il mourut à 90 ans, chargé d'honneurs.

Avec un esprit ouvert à tous les problèmes scientifiques de son temps, HUMBOLT réunissait toutes les qualités latines et germaniques : solidité du savoir, probité intellectuelle, clarté d'esprit. C'était en même temps un causeur brillant et jamais pédant. Fort apprécié à la Cour de Prusse, il fut à plusieurs reprises chargé de missions semi-diplomatiques non sans importance. Après la défaite de Tilsit, on l'envoya à Paris préparer le voyage du frère du roi; en 1842, il accompagna Frédéric-Guillaume III à Londres pour le baptême du Prince de Galles. Cette année-là, il avait été fait chevalier de l'Ordre « Pour le Mérite ».

HUMBOLDT fut sans conteste une des plus grandes personnalités que la science ait jamais produites, et nous pouvons être fiers de suivre le chemin qu'il a défriché.

Henri LEHMANN.



A. DE HUMBOLDT vers 1840. - Daguerréotype exécuté à Berlin par SCHWARZ et ZSCHILLE. La décoration qu'il porte est une de celles qui lui furent conférées par FRÉDÉRIC GUILLAUME III de Prusse.

LES VUES GÉNÉRALES
D'ALEXANDRE DE HUMBOLDT
SON AMITIÉ POUR LE MUSÉUM

par M. J. ORCEL,
Professeur au Muséum.

MESDAMES, MESSIEURS, MES CHERS COLLÈGUES,

Lorsque vous m'avez si aimablement fait l'honneur de m'inviter à participer à cette Séance de votre Société consacrée à la mémoire d'Alexandre DE HUMBOLDT, je vous ai proposé, en joignant mon hommage aux vôtres, de rappeler la dette de reconnaissance que le Muséum a contractée envers ce grand naturaliste, au cours d'une longue collaboration, marquée du sceau de l'amitié la plus fidèle et la plus agissante, qui fut l'honneur de notre Maison.

Alexandre DE HUMBOLDT occupe, on le sait, une place éminente parmi les savants qui, à la fin du XVIIIe siècle et au début du XIXe, ont si puissamment contribué au développement prodigieux des connaissances scientifiques et des arts industriels.

Le caractère universel de l'œuvre d'Alexandre DE HUMBOLDT, dont M. LEHMANN vient de souligner si bien plusieurs aspects, s'inspire de celui que les humanistes français et les penseurs allemands de cette époque voulaient donner à leurs recherches et à leurs spéculations philosophiques.

Mais cette propension à l'universel s'alimente de tout ce que la personnalité et le génie d'Alexandre DE HUMBOLDT a su lui imprimer de clarté, de sensibilité et de profondeur.

Le souci des idées générales, solidement appuyées sur les observations particulières, l'aptitude au survol des grands ensembles, et aussi la recherche orientée vers la compréhension interne des choses, l'émotion devant la magnificence de la nature, et la confiance ardente dans les possibilités humaines, toutes ces démarches d'une pensée lumineuse sans cesse en mouvement, apparaissent partout dans l'œuvre monumentale d'Alexandre DE HUMBOLDT.

On ne peut prétendre évidemment en donner ici la démonstration. Mais il n'est peut-être pas inutile de faire revivre brièvement quelques textes, un peu oubliés, extraits notamment de son *Essai géognostique* (1823) et surtout de cette magnifique fresque, malheureusement inachevée, des connaissances humaines et de leurs promesses de développement au XIXe siècle, que constitue son « Cosmos », car on y trouve exprimées toute une série d'idées directrices dont beaucoup conservent toujours une valeur d'actualité.

Par exemple à propos de son étude géognostique sur le gisement des roches dans les deux hémisphères, HUMBOLDT indique nettement sa préoccupation d'atteindre les processus naturels dans leur mouvement interne :

« ... Dans cet *essai géognostique*, dit-il, comme dans mes recherches sur les lignes isothermes, sur la *géographie des plantes*, et sur les lois que l'on observe dans la *distribution* des formes organiques, j'ai tâché, tout en exposant le détail des phénomènes, de généraliser les idées et d'aborder quelques-unes des grandes questions de la philosophie naturelle. J'ai insisté principalement sur les phénomènes *d'alternance*, *d'oscillation* et de *suppression locale*, sur ceux que présentent les passages des formations les unes aux autres par l'effet d'un *développement intérieur*. Ces questions ne sont pas de vagues spéculations théoriques : loin d'être infructueuses elles conduisent à la connaissance des lois de la Nature. C'est rabaisser les sciences que de faire dépendre uniquement leurs progrès de l'accumulation et de l'étude des phénomènes particuliers »...

HUMBOLDT précise plus loin ce qu'il entend par développement intérieur dans le cas des roches : « c'est-à-dire, dit-il, par un changement très lent dans les proportions de la *masse*, se fait le passage d'une roche à une roche voisine »...

Dans l'introduction au « Cosmos »; « essai d'une description physique du monde » (1), ce sont les grandes idées de l'interdépendance des forces naturelles, de la valeur des possibilités humaines, de la fécondité des enseignements de l'histoire qu'il met en lumière dès l'introduction :

. . . .

« Si l'on ne considère pas, écrit-il, l'étude des phénomènes physiques dans ses rapports avec les besoins matériels de la vie, mais dans son influence générale sur les progrès intellectuels de l'humanité, on trouve, comme résultat le plus élevé et le plus important de cette investigation, la connaissance de la connexité des forces de la nature, le sentiment intime de leur dépendance mutuelle. C'est l'intuition de ces rapports qui agrandit les vues et ennoblit nos jouissances. Cet agrandissement des vues est l'œuvre de l'observation, de la méditation, et de l'esprit du temps dans lequel se concentrent toutes les directions de la pensée.

« L'histoire révèle à quiconque sait pénétrer, à travers les couches des siècles antérieurs aux racines profondes de nos connaissances, comment, depuis des milliers d'années, le genre humain a travaillé à saisir, dans des mutations sans cesse renaissantes, l'invariabilité des lois de la nature, et à conquérir progressivement une grande partie du monde physique par la force de l'intelligence »...

Puis, reconnaissant que la nature, considérée rationnellement, c'est-à-dire soumise dans son ensemble au travail de la pensée, est

. . . .

« l'unité dans la diversité des phénomènes, l'harmonie entre les choses créées, dissemblables par leur forme, par leur constitution propre, par les forces qui les animent »

HUMBOLDT montre combien il est nécessaire d'élaborer des notions et des théories générales qui coordonnent et fécondent les observations particulières.

. . . .

« Le résultat le plus important, dit-il, d'une étude rationnelle de la nature est de saisir l'unité et l'harmonie dans cet immense assemblage de choses et de forces, d'embrasser avec une même

(1) *Kosmos*, Entwurf einer physischen Weltbeschreibung, Stuttgart et Tübingen 1845-1862. Éd. franç., traduction H. FAYE et Ch. GALUSKY, Paris, 1846-1859.

ardeur ce qui est dû aux découvertes des siècles écoulés et à celles du temps où nous vivons, d'analyser le détail des phénomènes sans succomber sous leur masse »...

Et plus loin, il précise encore cette idée :

. . . .

« La multitude et la variété des problèmes que je viens d'aborder font naître la question de savoir si des considérations générales peuvent avoir un degré suffisant de clarté là où manque l'étude détaillée et spéciale de l'histoire naturelle descriptive, de la géologie ou de l'astronomie mathématique. Je pense qu'il faut distinguer d'abord entre celui qui doit recueillir les observations éparses et les approfondir pour en exposer l'enchaînement, et celui à qui cet enchaînement doit être transmis sous la forme de résultats généraux. Le premier s'impose l'obligation de connaître la spécialité des phénomènes; il faut qu'avant d'atteindre à la généralisation des idées, il ait parcouru, du moins en partie, le domaine des sciences, qu'il ait observé, expérimenté, mesuré lui-même »...

Certes, HUMBOLDT reconnaît que les résultats généraux ne peuvent pas tous être développés avec le même degré de lumière, mais, dans l'ouvrage qu'il prépare sur la physique du monde, il pense que

. . . .

« ce tableau de la nature, dût-il même présenter dans plusieurs de ses parties, des contours peu arrêtés, n'en sera pas moins propre à féconder l'intelligence, à agrandir la sphère des idées, à nourrir et à vivifier l'imagination »... (1).

Alexandre DE HUMBOLDT était convaincu de la nécessité et de l'universalité des lois naturelles, et, insistant toujours sur cette idée fondamentale de la « connexité des phénomènes », il montrait que toutes les branches du savoir devaient être également développées et que les conceptions générales pouvaient être largement diffusées parmi tous les hommes, malgré la multitude des faits étudiés.

. . . .

« J'ose croire, disait-il (2), que la description de l'univers et l'histoire civile se trouvent placées au même degré d'empirisme; mais, en soumettant les phénomènes physiques et les événements au travail de la pensée, et en remontant par le raisonnement aux causes, on se pénètre de plus en plus de cette antique croyance que les forces inhérentes à la matière et celles qui régissent le monde moral, exercent leur action sous l'empire d'une nécessité primordiale et selon des mouvements qui se renouvellent par retours périodiques plus ou moins longs »...

« C'est cette nécessité des choses, cet enchaînement occulte, mais permanent, ce retour périodique dans le développement progressif des formes, des phénomènes et des événements, qui constitue la *nature* obéissante à une première impulsion donnée... Le dernier but des sciences expérimentales est donc de remonter à l'existence des lois et de les généraliser progressivement. Tout ce qui porte au-delà n'est pas du domaine de la physique du monde, et appartient à un autre genre de spéculations plus élevées »...

Sur ce point HUMBOLDT se réfère à la position d'Emmanuel KANT dans son célèbre *Essai sur la théorie et la constitution des cieux* (1755).

(1) *Cosmos*, p. 31.
(2) *Cosmos*, p. 37.

Et il poursuit encore (1) :

. . . .

« La crainte, dont la source est l'abondance et les difficultés des matières, diminue, si l'on se rappelle, comme nous l'avons énoncé plus haut, qu'avec la richesse des observations, a augmenté aussi, de nos jours, la connaissance de plus en plus intime de la connexité des phénomènes. Ce qui dans le cercle plus étroit de notre horizon a paru longtemps inexplicable, a été éclairci souvent et inopinément par des recherches faites à de grandes distances »...

Et plus loin :

. . . .

« C'est par cette tendance vers les conceptions générales périlleuses seulement dans ses abus, qu'une partie considérable des connaissances physiques déjà acquises peut devenir la propriété commune de toutes les classes de la Société » (2).

. . . .

« Une connaissance plus exacte de la liaison des phénomènes nous délivre aussi d'une erreur, trop répandue encore, c'est que, sous le rapport du progrès des sociétés humaines et de leur prospérité industrielle, toutes les branches de la connaissance de la nature n'ont pas la même valeur intrinsèque.

« On établit très arbitrairement des degrés d'importance entre les sciences mathématiques, l'étude des corps organisés, la connaissance de l'électro-magnétisme, l'investigation des propriétés générales de la matière dans ses divers états d'agrégation moléculaire. On déprécie présomptueusement ce que l'on croit flétrir par le nom de « recherches purement théoriques ». On oublie, et cette remarque est pourtant très ancienne, que l'observation d'un phénomène qui paraît d'abord entièrement isolé, renferme souvent le germe d'une grande découverte ».

HUMBOLDT soulignait aussi l'importance fondamentale de la recherche scientifique dans tous les domaines du savoir pour accroître la richesse matérielle des États (3).

. . . .

« L'homme n'a de l'action sur la nature, proclame-t-il, il ne peut s'approprier aucune de ses forces, qu'autant qu'il apprend à les mesurer avec précision, à connaître les lois du monde physique. Le pouvoir des sociétés humaines, Bacon l'a dit, c'est l'intelligence; ce pouvoir s'élève et s'abaisse avec elle. Mais le savoir qui résulte du libre travail de la pensée n'est pas seulement une joie de l'homme, il est aussi l'antique et indestructible droit de l'humanité »...

. . . .

« Les peuples qui ne prennent pas une part active au mouvement industriel, au choix et à la préparation des matières premières, aux applications heureuses de la mécanique et de la chimie, chez lesquels cette activité ne pénètre pas toutes les classes de la Société, doivent infailliblement déchoir de la prospérité qu'ils avaient acquise. L'appauvrissement est d'autant plus rapide que des États limitrophes rajeunissent davantage leurs forces par l'heureuse influence des Sciences sur les arts »...

(1) *Cosmos*, p. 38.
(2) *Cosmos*, p. 40.
(3) *Cosmos*, p. 42.

En faisant quelques réserves sur la possibilité pour l'homme

. . . .

« de réduire par les opérations de la pensée, à l'unité d'un principe rationnel, tout ce que nous apercevons au moyen des sens »...

Alexandre DE HUMBOLDT nous convie dans son « Cosmos » à réfléchir sur les rapports de la science et de la philosophie.

. . . .

« Les résultats obtenus, dit-il (1), par de sérieuses investigations dans la voie de l'expérience ne sauraient être en contradiction avec une véritable philosophie de la nature. Lorsqu'il y a contradiction, la faute en est, ou au vide de la spéculation, ou aux prétentions exagérées de l'empirisme qui croit avoir prouvé par l'expérience bien plus qu'il n'en découle réellement »...

. . . .

« La science ne commence pour l'homme qu'au moment où l'esprit s'empare de la matière, où il tâche de soumettre la masse des expériences à des combinaisons rationnelles.

« La Science est l'esprit appliqué à la Nature, mais le monde extérieur n'existe pour nous qu'autant que, par la voie de l'intuition, nous le réfléchissons en notre intérieur »...

Et se référant explicitement à la philosophie de HEGEL, HUMBOLDT ajoute :

. . . .

« Le monde *objectif* pensé par nous, en nous réfléchi, est soumis aux formes éternelles et nécessaires de notre être intellectuel »...

. . . .

« Hâtons-nous d'ajouter, poursuit-il (2), que l'abus de la pensée et les fausses voies dans lesquelles elle s'engage, ne sauraient autoriser une opinion qui tendrait à flétrir l'intelligence, savoir que le monde des idées n'est de sa nature qu'un monde de fantômes et de rêveries, et que les richesses accumulées par de laborieuses observations ont, dans la philosophie, une puissance ennemie qui les menace. Il ne sied pas à l'esprit qui caractérise notre temps de rejeter avec méfiance toute généralisation des aperçus, tout essai d'approfondir les choses par la voie du raisonnement et de l'induction. Ce serait méconnaître la dignité de la nature humaine et l'importance relative des facultés dont nous sommes doués, que de condamner, tantôt la raison austère qui se livre à l'investigation des causes et de leur enchaînement, tantôt cet essor de l'imagination qui prélude aux découvertes et les suscite par son pouvoir créateur »...

Et permettez-moi de terminer cette évocation bien rudimentaire de la pensée si enrichissante d'Alexandre DE HUMBOLDT, en vous citant cette page admirable, presque prophétique de son « Cosmos » où il exalte sa foi dans la haute destinée de l'espèce humaine (3).

. . . .

« En maintenant l'unité de l'espèce humaine, nous rejetons par une conséquence nécessaire, la distinction désolante de races supérieures et de races inférieures. Sans doute il est des familles

(1) *Cosmos*, t. I, p. 75.
(2) *Cosmos*, t. I, p. 78.
(3) *Cosmos*, t. I, p. 430.

de peuples plus susceptibles de culture, plus civilisées, plus éclairées; mais il n'en est pas de plus nobles que les autres.

« Toutes sont également faites pour la liberté, pour cette liberté qui, dans un état de société peu avancé, n'appartient qu'à l'individu, mais qui, chez les nations appelées à la jouissance de véritables institutions politiques, est le droit de la communauté tout entière. Une idée qui se révèle à travers l'histoire en étendant chaque jour son salutaire empire, une idée qui, mieux que tout autre prouve le fait si souvent contesté, mais plus souvent encore mal compris de la perfectibilité générale de l'espèce, c'est l'idée d'humanité. C'est elle qui tend à faire tomber les barrières que des préjugés et des vues intérieures de toutes sortes ont élevées entre les hommes, et à faire envisager dans son ensemble, sans distinction de religion, de nation, de couleur, comme une grande famille de frères, comme un corps unique, marchant vers un seul et même but, le libre développement des forces morales. Ce but est le but final, le but suprême de la sociabilité, et en même temps la direction imposée à l'homme par sa propre nature, pour l'agrandissement indéfini de son existence.

« Il regarde la terre aussi loin qu'elle s'étend; le ciel aussi loin qu'il le peut découvrir, illuminé d'étoiles, comme son intime propriété, comme un double champ ouvert à son activité physique et intellectuelle »...



La collaboration de HUMBOLDT avec le Muséum a duré plus de cinquante ans.

C'est en effet au commencement de mai 1798 qu'il arriva à Paris pour se préparer à son grand voyage.

On ne remarque peut-être pas assez que l'objectif de ce voyage était de retrouver dans les deux Amériques les directions (N.-E.—S.-O.) des couches « des terrains primitifs et de transition », dont il avait constaté l'extrême fréquence en Allemagne et jusque sur la côte de Gênes. Il le dit explicitement dans son Essai géognostique (p. 56) :

. . . .

« Cette recherche, que je croyais devoir conduire les physiciens à la découverte d'une grande loi de la nature, avait alors tant d'attraits pour moi, qu'elle est devenue un des motifs les plus puissants de mon voyage à l'équateur »...

C'est donc ce goût si fort de la recherche des lois générales, exprimé d'ailleurs entre autres par les textes précédents, qui est à l'origine de ce voyage célèbre et de l'œuvre monumentale qui en fut le résultat.

A Paris, HUMBOLDT partage son temps entre l'école des Mines, le Muséum et l'Observatoire. Il est reçu par VAUQUELIN, FOURCROY et Georges CUVIER, DESFONTAINES et JUSSIEU.

Et vous me permettrez d'emprunter à la précieuse notice écrite par le Dr D. T. HAMY sur « Alexandre DE HUMBOLDT et le Muséum », les quelques faits historiques que je dois maintenant vous exposer pour respecter le titre de ma communication.

Lorsqu'on parle de HUMBOLDT, on pense immédiatement à BONPLAND, son fidèle compagnon de voyage.

C'est dans les serres et les herbiers du Muséum que HUMBOLDT a rencontré Aimé GOUJAUD-BONPLAND, plus jeune que lui de quatre ans. BONPLAND avait la passion de la Botanique qu'il étudiait avec THOUIN et LAMARCK. Il avait aussi l'amitié de JUSSIEU.

Les deux jeunes gens se plurent et décidèrent d'entreprendre ensemble le voyage projeté. Après divers contretemps les ayant fait renoncer à passer par l'Égypte, puis par Alger, renonçant aussi à attendre le départ de l'expédition du capitaine BAUDIN qui avait été ordonnée par le Directoire, ils décidèrent de partir par l'Espagne, et ils s'embarquèrent à la Corogne sur la frégate espagnole « Pizarro », le 5 juin 1799.

Le Muséum n'attendit pas longtemps sa part des découvertes des deux explorateurs. Dès le commencement de janvier 1800, HUMBOLDT envoyait à FOURCROY des graines recueillies un peu partout depuis le débarquement à Cumana, et « quelques produits pour l'analyse chimique ». Modestement, il s'excusait, dans une lettre à LALANDE datée de Caracas, d'envoyer si peu de choses.

Et cependant les deux voyageurs travaillaient avec acharnement et intelligence; au bout de quelques mois d'exploration, une lettre au baron de FOWEL annonce qu'ils ont « séché près de 6.000 plantes, rédigé plus de 600 descriptions d'espèces intéressantes ou neuves, recueilli des insectes, beaucoup de coquilles », etc.

Par sécurité, en cas de destructions sur les mers, HUMBOLDT se décidait, l'année suivante, à recopier les 1.400 diagnoses botaniques les plus intéressantes et à envoyer par parties l'un des manuscrits au frère de BONPLAND, à La Rochelle. L'herbier était divisé en trois pour diminuer, suivant l'expression de HUMBOLDT, « le danger par la dispersion ». Une partie était conservée pour les comparaisons nécessaires au cours du voyage. Des deux autres parts l'une parvint en bon état à Berlin, mais le vaisseau qui transportait l'autre vers La Rochelle fit naufrage sur les côtes d'Afrique.

Je ne puis évidemment vous entretenir des itinéraires suivis par Alexandre DE HUMBOLDT à travers le continent sud-américain. Durant cette période, son frère WILHELM fut seul à recevoir de ses nouvelles. Mais en 1802, DELAMBRE reçut à l'Institut une longue lettre datée de Lima annonçant l'envoi d'une caisse destinée au Muséum, qui lui parvint par Le Havre, le 12 avril 1803.

Leur grand voyage achevé, HUMBOLDT et BONPLAND reviennent en France. Ils sont à Bordeaux le 11 août 1804 et bientôt à Paris.

Au Campo de Gigante près de Santa-Fé de Bogota, HUMBOLDT avait découvert à 1.350 toises d'altitude, des restes de grands mammifères fossiles. Le colis les renfermant a été perdu, mais CUVIER a reçu plus tard de lui une « belle collection de ces os fossiles » qu'il décrivit dans son célèbre ouvrage.

La galerie de Paléontologie du Muséum conserve toujours ces types DE HUMBOLDT et CUVIER.

HUMBOLDT offrait successivement au Muséum un squelette de lama, une petite collection de crânes de races indiennes, et des dessins en couleur de Santa-Fé. BONPLAND achevait de mettre en ordre la collection botanique. Et le 18 décembre 1804, HUMBOLDT adressait aux professeurs du Muséum le magnifique herbier de 6.000 échantillons recueillis au cours du voyage, et, tout en faisant valoir l'intérêt scientifique de cet ensemble, il insistait sur la part très importante qui revenait à son ami dans la formation de cette collection unique.

. . . .

« Nous avons recueilli ensemble les plantes que nous rapportons, écrivait-il, j'en ai dessiné un grand nombre, mais c'est M. BONPLAND qui seul en a décrit plus des quatre cinquièmes;

c'est lui seul qui a formé l'herbier que nous rapportons. Lié avec lui par l'amitié la plus tendre, j'ose vous supplier de vouloir bien le recommander à la générosité du Gouvernement qui récompense les travaux entrepris pour le progrès des sciences.

« Les fruits de notre expédition paraîtront sous le nom de M. BONPLAND et le mien, et peut-être le Gouvernement daignerait-il s'intéresser à un voyage qu'ont exécuté des personnes qui appartiennent à deux nations étroitement liées sous tant d'autres rapports ! Peut-être daignerait-il agréger M. BONPLAND comme Naturaliste-voyageur au Jardin des Plantes ? Si quelque chose pouvait ajouter à la reconnaissance que je dois à un pays dans lequel on m'a honoré d'un intérêt aussi général que peu mérité, ce sera la bienveillance avec laquelle vous voudrez bien, Messieurs, recommander mon ami à Son Excellence M. le Ministre de l'Intérieur, qui, dès les premiers jours de son ministère, m'a fait éprouver la grande libéralité de ses sentiments.

« Daignez agréer les assurances de la haute vénération et de l'attachement respectueux avec lequel j'ai l'honneur d'être, etc...

Alex. DE HUMBOLDT. »

Les professeurs du Muséum s'empressèrent de donner satisfaction à leur ami, et le 1er janvier 1805, après avoir entendu la lecture d'un rapport rédigé par A. L. DE JUSSIEU, ils demandaient au Ministre de l'Intérieur « d'accorder la récompense d'une pension de 3 à 6.000 francs en faveur de M. BONPLAND ».

Après dix semaines d'attente le décret impérial du 13 mars 1805 acceptait la requête et fixait la pension de BONPLAND à 3.000 francs.

Il est assez piquant de rappeler à ce sujet que l'Administration centrale à laquelle avait été envoyée seulement « une expédition de la délibération des professeurs » se substituait péremptoirement à l'Assemblée; ce n'était plus celle-ci qui acceptait le don de HUMBOLDT et BONPLAND, c'était l'Empereur. Et l'Assemblée enregistra humblement le 21 avril 1805, remarque le Dr HAMY, l'expression de la « *volonté impériale* » !

HUMBOLDT avait momentanément quitté Paris avec GAY-LUSSAC, le 12 mars 1805. Il avait fait paraître auparavant l'*Essai sur la géographie des plantes*, et BONPLAND présenta à la fin de juin aux Professeurs du Muséum la première livraison des *Plantes équinoxiales* que ceux-ci accueillirent avec joie, comme ils le firent le 30 juillet 1806 pour le deuxième et troisième fascicule.

Pendant ce temps HUMBOLDT est à Berlin. D'après ses lettres à CUVIER, il y poursuit ses travaux au milieu des préoccupations que lui donne une situation politique dont il avait prévu les dangers.

. . . .

« Très digne, écrit le Dr HAMY, au milieu des événements tragiques où se débat la nationalité prussienne, il a voulu partager jusqu'au bout les malheurs de sa patrie ».

Il ne regagna ces milieux parisiens qui lui sont si chers que lorsque, selon son expression, la *délicatesse* et ses *devoirs* le lui permirent vraiment.

Sa collaboration et celle de BONPLAND avec le Muséum est toujours très active, mais il reste peu de témoignages épistolaires de ce labeur commun.

Puis vint l'écroulement de l'Empire. L'ami devint pour le Muséum un véritable sauveur. Voici, brièvement conté, en quelles circonstances :

Le 31 mars 1814 les Alliés occupèrent Paris. Les ordres étaient donnés pour que les troupes étrangères, pourvues de vivres, campent sur les principales places de la capitale et dans les Champs-Élysées.

L'empereur NICOLAS I[er] avait cependant assuré la préservation des musées et des monuments publics.

Cependant les vétérans qui gardaient le Jardin des Plantes, avaient dû suivre, au moment de la capitulation, le corps de MARMONT, duc de RAGUSE, et se dirigeaient sur Versailles. Il ne restait qu'un peloton de la garde nationale pour protéger l'établissement.

La défense en était donc bien précaire. De plus, malgré les promesses, il fut vite question de logements militaires dans l'établissement. Le comte DE GOLTZ qui commandait la place, appartenait à l'armée prussienne. CUVIER envoya donc en hâte quelqu'un prévenir HUMBOLDT qui, quelques instants plus tard, était chez le général et obtenait toutes assurances.

Voici comment il en fit part à CUVIER :

. . . .

« Cinq minutes après avoir reçu votre lettre, mon cher Confrère, j'ai couru chez le comte de GOLTZ, commandant prussien de la ville (quai Voltaire n° 3). Il vient de donner l'ordre au maire d'exempter votre superbe établissement de *tout logement militaire*. Le général GOLTZ a le plus vif désir de faire tout ce que MM. les Professeurs du Jardin des Plantes voudront bien lui demander.

Je vous embrasse, cher Ami.

HUMBOLDT. »

Grâce à cette intervention décisive, le Muséum était préservé, et même toutes les dispositions étaient prises pour assurer le transport des fourrages qui manquaient à la Ménagerie.

En outre, sur l'invitation des professeurs, l'empereur de Russie, l'empereur d'Autriche et le roi de Prusse tinrent à le visiter en personne.

Mais l'année suivante, ce fut encore notre illustre ami qui sauva le Jardin des Plantes de dangers bien plus menaçants après Waterloo. Les troupes de BLÜCHER avaient pénétré dans Paris, le 7 juillet. Elles étaient arrivées au pont d'Austerlitz sur la rive droite; de plus la division JAGOW avait franchi la Seine sur ce pont pour occuper la rive gauche.

Des désordres provoqués par quelques soldats prussiens eurent lieu ce jour-là, et le Directeur du Muséum réclama l'intervention de HUMBOLDT. Celui-ci obtint du commandant VON PFULL un ordre de service et par surcroît la résolution du prince GUILLAUME DE PRUSSE, « de faire respecter les approches de l'établissement ».

Cependant les gardiens du Muséum et les soldats prussiens ne se comprenaient pas, et les difficultés surgissaient à chaque instant. Les professeurs durent encore faire appel à l'inlassable dévouement de leur ami, et grâce à une nouvelle démarche auprès du commandant VON PFULL, un ordre imprimé fut immédiatement affiché, portant la mention « qu'il n'est pas permis de toucher aux objets et surtout qu'il est défendu d'exciter les animaux à cause du danger qui en résulte pour les excitateurs eux-mêmes », comme le demandaient les professeurs.

Malgré toutes ces mesures, l'administration du Muséum n'était pas au bout de ses peines.

Deux mille Landwehrs prussiens de la division JAGOW étaient encore campés entre le Jardin et le pont d'Austerlitz, et le 11 juillet, de grand matin, ils tentaient de forcer les portes du Muséum. La situation était d'autant plus dramatique que cette soldatesque déchaînée se livrait depuis quatre jours dans les quartiers environnants aux pires excès.

En hâte HUMBOLDT est alerté de nouveau, et sur sa demande le général VALENTINI donne l'ordre formel aux agresseurs de ne pas « dépasser la grille d'enceinte ».

Et les professeurs, pour la troisième fois, exprimèrent leur gratitude et leur affection au sauveur de l'établissement.

Dans des circonstances moins douloureuses, certes, mais bien difficiles, notre Maison eut encore recours, durant la même période, à l'indéfectible amitié d'Alexandre DE HUMBOLDT.

En effet, une nuée de commissaires envoyés par les puissances alliées revendiquaient les collections enlevées un peu partout depuis vingt-trois ans par les armées de la République et de l'Empire et rapportées en France.

C'étaient SCHREIBERS et BRENSER pour l'Autriche; DE GROOTE et DE SCHÜTZ pour la Prusse, le Dr BRUGMANS, pour les Pays-Bas; l'abbé MARINI pour le Pape. D'autres encore se présentèrent tour à tour.

André THOUIN, alors directeur du Muséum, sollicita une nouvelle intervention d'Alexandre DE HUMBOLDT le 12 août 1815. Les choses s'arrangèrent facilement avec les Autrichiens et les Prussiens, et le commissaire pontifical était fort accommodant. Mais le Ministre de Hollande, M. DE GAGERN était intraitable. Il réclamait le Cabinet d'Histoire naturelle du Stathouder enlevé en entier en 1793 par les Commissaires de la République.

HUMBOLDT, sollicité par CUVIER, lui envoya son frère WILHELM, le diplomate, et les efforts combinés de ces deux amis du Muséum parvinrent, non sans peine, à faire revenir le ministre hollandais à de meilleurs sentiments et à accepter un compromis qui ménagerait les intérêts scientifiques des deux nations.

Le commissaire BRUGMANS, d'ailleurs, facilita les choses comme HUMBOLDT l'avait prévu. Le Muséum conservait les pièces principales de la collection du Stathouder, mais donnait en échange environ 10.000 objets intéressants qu'il avait en double ou en triple. Le Muséum n'y perdait rien au point de vue scientifique et les Pays-Bas y gagnaient une collection relativement complète.

Une fois de plus les professeurs remercièrent Alexandre DE HUMBOLDT qui avait obtenu cet heureux résultat.

Postérieurement à cette dramatique période de notre histoire, HUMBOLDT continua à manifester son amitié et son estime pour le Muséum par de nombreux envois de matériaux d'étude nouveaux et variés.

Ce furent notamment : un fer météorique de Bitburg (Prusse rhénane), une collection de poissons fossiles du Mansfeld, et de Braunau, des collections qu'il tenait d'EHRENBERG.

Sur les instances pressantes de son souverain, HUMBOLDT s'était fixé à Berlin à partir de 1827, mais il venait de temps en temps à Paris où l'attirait surtout son affection pour ARAGO et ses vieilles amitiés de l'Académie des Sciences. Il en profitait pour apporter lui-même ses dons.

Enfin, le 12 juillet 1851, il fit bénéficier la bibliothèque du Muséum d'un don encore plus important, celui de tous les manuscrits originaux relatifs à la botanique descriptive

et à la géographie des plantes qu'il écrivit avec BONPLAND pendant leur grand voyage. La lettre qui accompagne cet envoi se termine par ces mots qui montrent bien l'attachement de HUMBOLDT pour notre Maison :

. . . .

« Il serait glorieux pour le nom de BONPLAND et pour le mien que le dépôt des manuscrits du voyage aux régions équinoxales puisse rester au Muséum d'Histoire Naturelle, dans le Jardin des Plantes, auquel se rattachent mes plus doux souvenirs.

« Daignez agréer, Messieurs et très honorés Confrères, l'hommage du respectueux dévouement d'un vieillard laborieux, quoique plus qu'octogénaire »...

Un an avant sa mort, HUMBOLDT pensait encore à enrichir nos collections et notre bibliothèque. Lorsque BONPLAND succomba à Santa-Anna à l'âge de 85 ans, il s'empressa d'agir pour que le Muséum entre en possession des herbiers et des manuscrits laissés par son vieux compagnon. Et la lettre qu'il écrivit à ce sujet à Elie DE BEAUMONT, secrétaire perpétuel de l'Académie des Sciences, détermina le Ministre des Affaires étrangères à entreprendre des démarches auprès de la famille amie à qui BONPLAND avait confié ses documents.

Mais il ne vit pas l'heureux résultat de son zèle, car les précieux colis n'arrivèrent à Paris que huit mois après sa mort (6 mai 1859).

Le Muséum peut être fier de l'amitié d'une si rare qualité que lui témoigna avec tant de persévérance Alexandre DE HUMBOLDT.

Il doit conserver fidèlement le souvenir de ce savant génial qui fut aussi un grand homme de bien.



Cabinet de travail d'A. DE HUMBOLDT, d'après une aquarelle d'HILDEBRANDT Edward, Berlin 1845. C'était l'année au cours de laquelle il commença à rédiger son « Cosmos ». Il travaillait presque toujours la nuit. Ce cabinet était situé au 1er étage de la maison de la rue Oranienburg, n° 67, à Berlin.



Alexandre DE HUMBOLDT et BONPLAND dans le Haut Équateur. Détail d'un tableau peint par F.-G. WEITSCH en 1806. On remarque que l'artiste a représenté sur ce tableau : un condor, un baromètre altimétrique, un sextant qu'un indigène présente à HUMBOLDT, et une boîte de botaniste.

Source : MNHN, Paris

LES INDIENS MEXICAINS

VUS PAR HUMBOLDT

par José MIRANDA,

de l'Institut d'Histoire de l'Université Nationale autonome de Mexico.

Traduction de Mme G. SOUSTELLE, Chargé de recherches au C. N. R. S.

Les Espagnols, dans les premières années qui suivirent la conquête de l'Amérique, se formèrent de l'Indien des idées très opposées. De l'être humain, admirable — bon et habile — à l'être humain abominable — maladroit et pervers —, ce portrait composé par les Espagnols ira de l'une à l'autre de ces conceptions comme un pendule, les uns étant poussés par ceux qui voulaient voir l'Indien libre, les autres par ceux qui voulaient en faire un esclave. Pour des motifs historiques, LAS CASAS et SEPÚLVEDA apparaissent comme les champions des deux attitudes extrêmes dont les partisans dans leurs enseignements, montraient ces types humains opposés.

Une fois déblayées les questions fondamentales qui alimentaient cette querelle, c'est-à-dire ce qu'étaient, ce que valaient et comment devaient être traités les Indiens, et une fois bien établie l'expérience qu'avaient de ceux-ci leurs nouveaux maîtres — tout ceci se passant au début de la seconde moitié du XVIe siècle — les positions antithétiques furent abandonnées, publiquement tout au moins, et l'esprit simpliste et dogmatique des premiers temps disparut. Par la suite, l'histoire et la réalité interviendront davantage dans les jugements que l'on portera sur l'Indien et on fera montre de plus de rigueur dans le raisonnement. Quelle différence entre les images les plus favorables aux Indiens que nous rencontrons plus tard et le portrait que de ces mêmes Indiens traça le batailleur évêque de Chiapas ! Ni MENDIETA, ni PALAFOX, ni CLAVIJERO ne manquent de tenir compte du passé et du présent quand ils dessinent des Indiens un portrait flatteur. « Ce que je vais dire d'eux, écrit CLAVIJERO dans son « *Historia antigua de México* », est fondé sur une étude sérieuse et étendue de leur passé et sur les contacts intimes que j'ai eus avec les Mexicains durant de longues années. » Par ces mots, CLAVIJERO désire se différencier des auteurs auxquels, comme lui-même l'indique, « la passion, les préjugés et le manque de connaissances et de réflexion » ont fait peindre les Indiens sous des couleurs différentes de celles qu'ils devraient avoir.

En dehors du monde espagnol, au XVIIIe siècle, cette conception paradisiaque de l'Indien connut une faveur nouvelle. Des facteurs théoriques et politiques de grand poids en furent la cause. C'est bien à propos que venait se présenter aux milieux éclairés un portrait qui leur servait à cautionner l'idée de l'état de nature, origine et fondement du pacte social, à démontrer la bonté innée de l'homme, raison de la liberté, et à préconiser un nouveau régime

politique opposé essentiellement à l'absolutisme présenté comme l'oppresseur brutal de peuples et d'individus simples et pacifiques. Le « Bon Sauvage », qualificatif appliqué à n'importe quel membre de communauté primitive, fut peut-être la meilleure trouvaille faite par la branche la plus radicale du monde lettré, en glanant dans le champ prometteur de cette lointaine histoire de l'Amérique.

Cette image que le Siècle des Lumières présentait de nouveau au Monde fit, sans aucun doute, partie du bagage intellectuel avec lequel HUMBOLDT arriva sur le Nouveau Continent. Cependant, si peut-être cette image lui plut avant son arrivée, il ne tarda pas à la dédaigner; tout au plus lui fallut-il pour cela le laps de temps qu'il mit à s'approcher du monde indigène américain sur le territoire du Venezuela actuel. Ce dédain il le manifeste en se moquant, dans le passage qu'il consacre aux Indiens caribes dans son célèbre *Voyage aux régions équinoxiales*.

Il dit, dans cet ouvrage : « Nos enfants dans les langes souffrent moins que ceux des peuples caribes dans une Nation que l'on dit être la plus proche de l'état de nature. C'est en vain que les frères des missions, sans connaître les œuvres et même pas le nom de ROUSSEAU, veulent s'opposer à ce système ancien d'éducation physique : l'homme sorti des bois que nous croyons tellement simple dans ses coutumes, n'est docile que quand il s'agit de sa parure et des idées qu'il s'est formées de la beauté et de la décence. » Et si l'idée du « Bon Sauvage » avait continué à occuper l'esprit de HUMBOLDT, comment aurait-il pu en trouver une justification quand il passa au Pérou et au Mexique et qu'il fit la connaissance de nations indigènes qui, avant et après avoir perdu l'indépendance, l'emportèrent par leur culture et leur organisation politico-sociale sur toutes les autres Nations du Nouveau Monde ?

Cependant, HUMBOLDT ne se libéra pas complètement de l'empire qu'exercèrent alors sur la majorité l'invention idéale du « Bon Sauvage ». Un élément fondamental de cette fabrication, l'aspect édénique, le séduisit exagérément et lui fit admettre presque sans discrimination les gloussements flatteurs sur les terres tropicales, la fertilité du sol, la douceur du climat et la magnificence de la nature. Implicitement prenait naissance un autre lieu commun du « tropicalisme » : celui de la vie facile dans ces Arcadies, et HUMBOLDT, logique avec lui-même, ne manqua pas de donner asile à cette théorie. L'union intime de ces deux idées nous est montrée dans le paragraphe suivant de l'*Essai politique sur le règne de la Nouvelle-Espagne*: « Au pied de la Cordillère dans les vallées humides des Intendances de Veracruz, Valladolid, Guadalajara, un homme qui consacre seulement deux jours de la semaine à un travail peu pénible peut obtenir de quoi se nourrir pour lui et toute sa famille et cependant l'amour du sol natal est tel que l'habitant des montagnes, auquel la gelée d'une nuit supprime fréquemment toute espérance de récolte, se refuse à descendre dans les plaines fertiles, mais dépeuplées où la nature étale en vain ses dons et ses richesses. »

La vision humboldtienne des Indiens mexicains est très proche de celles de MENDIETA, PALAFOX et CLAVIJERO; s'il fallait la classer ou la mettre dans un groupe, avec aucune elle ne s'accorderait mieux étant donné qu'elle coïncide avec les idées de ces trois écrivains en tout ce qui concerne les notions fondamentales : elle s'accroche à la réalité et à l'histoire; et elle montre une inclination vers l'indigène bien que cette dernière ne soit pas aussi marquée chez Alexandre que chez les trois auteurs précités.

Avant d'aborder la partie principale de notre sujet, il convient de faire remarquer que HUMBOLDT réduit sa vision aux Indiens cultivateurs et sédentaires ou, pour plus de précision,

aux Indiens qui constituaient des sociétés politiques larges et bien organisées au moment où ils ont été conquis par les Espagnols. Il convient également de présenter maintenant deux des déclarations de notre auteur qui ont une grande influence sur le jugement qu'il porte sur le caractère et la nature des Indiens :

1° « il est nécessaire d'être extrêmement prudent en se prononçant sur ce qu'il est coutume d'appeler les qualités morales et intellectuelles de peuples séparés de nous par de multiples traits qui proviennent de la différence de langues, d'habitudes et de coutumes »;

2° « il est difficile d'apprécier avec exactitude les qualités morales et le développement intellectuel de nations puissantes soumises depuis des siècles à un abaissement provoqué par une longue oppression ». Les règles que ces déclarations renferment servent bien à mesurer la valeur des affirmations et des jugements de HUMBOLDT à propos de l'idiosyncrasie des indigènes; les jugements de HUMBOLDT et ceux de n'importe qui, car dans n'importe quel cas elles forment des règles obligatoires pour quiconque veut bien voir d'un esprit critique de telles déclarations.

Les traits avec lesquels HUMBOLDT trace l'image des Indiens avaient été déjà reproduits souvent dans des compositions analogues. La majorité de ces traits concernent la manière d'être : les Indiens sont sobres, indolents, graves, sévères, silencieux, tristes, réservés, imperturbables ou flegmatiques, patients ou endurants. Quelques-uns de ces traits traitent de la situation ou de l'état actuel : les Indiens sont abêtis, ils vivent dans l'ignorance la plus complète et ils traînent une existence misérable. Quelques-uns de ces traits enfin touchent aux habitudes et aux inclinations : les Indiens apprennent et parlent avec facilité; ils ont un goût très prononcé pour les Arts et sont habiles à les cultiver, mais il leur manque l'imagination et l'originalité. Ils ressentent un amour profond pour tout ce qui est à eux : leur communauté, leur foyer, leurs coutumes, etc.; ils aiment beaucoup les fleurs et sont portés vers la boisson, vice qui est aggravé par le fait qu'ils manquent de contrôle sur eux-mêmes quand ils s'y adonnent.

Sans aucun doute, HUMBOLDT a peint ce tableau en se servant davantage des couleurs et des modèles d'autrui que des siens propres; son bref séjour au Mexique et le faible contact qu'il a eu avec les Indiens ne lui permirent pas autre chose. L'auteur auquel il a le plus emprunté fut probablement CLAVIJERO dont la première édition de son *Historia antigua de México*, parue en 1780, lui offrait un chapitre dense et plein de substance sur le caractère des Mexicains et des autres nations de l'Anahuac. Mais le portrait peint par HUMBOLDT est moins favorable aux Indiens que celui qui avait été composé par le célèbre Jésuite de Nouvelle-Espagne. En ce qui concerne quelques aspects importants, HUMBOLDT préféra se rallier à l'opinion commune ou dominante dans la Colonie, opinion qui accentuait autant qu'il était possible, les couleurs sombres du visage indigène. Un lieu commun auquel il se rallia fut celui de l'imputation de paresse aux Indiens. Dans maint endroit de l'*Essai politique* il dira que les Indiens sont indolents par nature; il mitigera cependant cette affirmation en attribuant ce trait de caractère pour une grande part à l'influence du Tropique — la douceur du climat et la fécondité du sol — et au régime de domination sous lequel ces Indiens vivaient. Cette affirmation générale paraît cependant se trouver en contradiction avec celle exprimée par son auteur quand il traite de la santé des mineurs puisque à cette occasion il loue le travail réalisé par les métis et les Indiens mexicains, et il affirme sans ambage « que l'aspect de ces hommes laborieux et robustes aurait fait changer d'opinion les RAYNAL et les PAW et les

nombreux auteurs qui se sont complu à faire des déclarations au sujet de la dégénérescence de notre espèce dans la zone torride ». Contrairement à HUMBOLDT, CLAVIJERO ne transige pas en ce qui concerne l'indolence des Indiens mexicains : « le peu d'intérêt et le peu d'amour qu'ils ont pour les Espagnols, affirme-t-il, leur font refuser le travail auquel ceux-ci les obligent et c'est cela la fameuse paresse des Américains. Cependant il n'y a pas dans ce règne de gens qui travaillent davantage, ni dont le travail soit plus utile ni plus nécessaire ».

HUMBOLDT accepte aussi un autre lieu commun de l'époque coloniale : celui du manque d'imagination et d'originalité des Indiens. En ce qui concerne le premier — le manque d'imagination — il fait toutes réserves sur ce jugement, étant donné qu'il repose sur une base peu solide. En ce qui concerne le second — le manque d'originalité — il répète au contraire de manière très catégorique ce que sûrement il a entendu de nombreuses bouches pendant qu'il était en Nouvelle-Espagne : que les Indiens étaient des imitateurs serviles des modèles introduits d'Europe. CLAVIJERO avait fait également bonne justice de cette affirmation en la repoussant. Dans le texte de son illustre œuvre historique il dira : « De nombreuses personnes, reconnaissant aux Mexicains une grande habileté pour l'imitation leur refusent cette habileté pour l'invention, erreur qui est démentie par l'histoire ancienne de la Nation » et il ajoutera en note : « les Arts qu'exerçaient les Mexicains, spécialement dans les techniques du travail de la plume et du travail du métal apportent la conviction que leur génie n'est pas aussi malheureux dans l'invention qu'on le pense ».

HUMBOLDT n'étant pas partisan de laisser des questions sans réponse, il lia l'image ou vision actuelle qu'il avait des Indiens mexicains avec leur passé, formant ainsi un tout interprétatif et explicatif qui constitue une véritable conception historique générale du Monde Indigène mexicain. Et comme il était très enclin à aller au-delà du présent, il projeta cette image vers l'avenir, proclamant ainsi l'influence inéluctable qu'elle devait avoir sur les destins de la Nation. De là, la nouvelle importance qu'acquiert cette vision de HUMBOLDT. Déjà importante en soi, elle l'est encore bien davantage quand on y ajoute le déroulement des événements historiques. En rapport avec eux, nous nous l'expliquerons mieux et il nous sera possible en outre de suivre la pensée et de comprendre la signification de ce qu'a voulu dire HUMBOLDT sur le plan historique et sur le plan de l'interprétation.

Pour connaître les indigènes de la Nouvelle-Espagne il serait nécessaire de remonter à l'époque ancienne pendant laquelle gouvernée par ses propres lois la Nation pouvait déployer sa propre énergie et il faudrait consulter les peintures hiéroglyphiques, les constructions de pierres taillées et les œuvres de sculpture qui se sont conservées jusqu'à nos jours. Avec ces paroles HUMBOLDT indique par où il faut commencer et c'est par là qu'il commence en effet l'exposé historique. Cependant cette étude des antiquités mexicaines, il ne l'inclut pas dans l'*Essai* sinon dans une autre œuvre importante qu'il a intitulée « *Sites des Cordillères et Monuments des peuples indigènes de l'Amérique* ». Au point de départ nous avons donc un peuple puissant avec son gouvernement propre et une culture très avancée à certains égards (les expressions que j'emploie ici sont celles mêmes employées par HUMBOLDT). Mais comme il ajoutera lui-même ailleurs, la situation des classes inférieures était extrêmement affligeante ; elles se trouvaient dans l'état d'abjection et de pauvreté qui accompagne en tout lieu le despotisme et le féodalisme : l'empereur, les princes, la noblesse et le clergé étaient les uniques propriétaires des terres les plus fertiles; les gouverneurs des provinces se permettaient impunément les exactions les plus exorbitantes; le paysan était un être méprisable ; dans les rues

pullulaient les mendiants, et l'absence de grands quadrupèdes domestiques obligeait des milliers d'indigènes à se transformer en bêtes de charge.

Qu'arrive-t-il à ces Nations et à leur culture après la conquête espagnole ? La réponse constitue la seconde étape ou phase, toujours située dans le passé, de l'interprétation historique de HUMBOLDT. Après la conquête ou pendant la conquête, répond notre auteur, les aristocraties dirigeantes furent détruites et l'ancienne culture effacée : les Indiens les plus instruits qui étaient ceux qui avaient la meilleure position sociale disparurent en grande partie, victimes de la férocité des Européens; le fanatisme chrétien s'acharna par-dessus tout sur les prêtres aztèques et les *teopixqui* ou ministres de la divinité furent exterminés ainsi que tous ceux qui habitaient les *teocalli* ou maisons de Dieu, *teopixqui* qui étaient les dépositaires des connaissances historiques, mythologiques et astronomiques; les frères firent brûler les peintures hiéroglyphiques au moyen desquelles étaient transmises de génération en génération des connaissances de tout genre. Cette œuvre de destruction et de démolition amène deux conséquences obligatoires : la survivance des indigènes les plus pauvres et les plus incultes à l'exclusion de tous autres et la chute du peuple, privé des moyens d'instruction, dans l'ignorance.

A ce tableau désolant HUMBOLDT ajoute le tableau non moins désolant des résultats de la domination espagnole. Comment peut-on espérer des changements favorables aux indigènes, se demande-t-il, s'ils sont obligés de vivre isolés dans leurs villages, si la différence des langues dresse une barrière infranchissable entre eux et les blancs, s'ils sont opprimés par les magistrats et si, enfin, ils ne peuvent attendre leur perfectionnement moral et civique que de quelques hommes qui leur parlent de mystères, dogmes et cérémonies dont ils ne comprennent pas la portée, car les indigènes ne sont pas arrivés à connaître de la religion catholique autre chose que les formes extérieures du culte.

Entre en jeu maintenant la troisième phase, la phase actuelle, c'est-à-dire celle qui correspond à l'époque où HUMBOLDT a visité le Mexique. Elle embrasse, dans l'œuvre de HUMBOLDT, l'image des Indiens telle qu'elle nous a été déjà présentée et son explication. Il est à peine besoin de dire que cette vision résulte de l'interprétation du passé indigène, tel qu'il a été esquissé. Les traits les plus navrants de l'image en question, c'est-à-dire ceux qui se rapportent à la situation des Indiens — abrutissement, ignorance et misère — sont le résultat des oppressions, des abus et des attaques auxquels ils furent en butte sous l'ancien régime comme sous le régime espagnol. Cependant HUMBOLDT accorde à ce dernier, sauf en ce qui concerne les époques les plus récentes, un degré de participation beaucoup plus grand dans ces excès tellement répréhensibles. Du système politique, il fait dériver dans une certaine mesure, comme je l'ai déjà indiqué, la paresse qu'il inclut dans les traits du caractère indien. D'autres particularités physionomiques des Indiens signalées par lui, c'est-à-dire la résistance, la patience, la malice, l'imperturbabilité, ces particularités ne pourraient-elles pas provenir de l'attitude que les Indiens durent adopter devant leurs oppresseurs omnipotents et inexorables ? Bien que HUMBOLDT ne donne pas de réponse à une telle question et bien qu'il ne la pose même pas, il est tout prêt de la susciter quand il dit que les indigènes mexicains accoutumés à une longue servitude supportent patiemment les vexations auxquelles ils sont encore exposés dans une large mesure de la part des blancs et qu'ils n'opposent à ces vexations pas autre chose qu'une malice voilée par l'apparence de l'apathie et de la stupidité, toutes deux très trompeuses.

Dans la quatrième et ultime phase de la dissertation humboldtienne l'image des Indiens mexicains se tourne vers le futur. L'interprétation historique qui aboutit à ce portrait se transforme maintenant en interprétation politique ou en conseils et solutions pour l'amélioration de la collectivité et en particulier des indigènes. En se basant sur les réformes recommandées par ABAT Y QUEIPO dans la *Représentation sur l'immunité personnelle du clergé*, réformes qui visent principalement à l'amélioration du sort des Indiens, HUMBOLDT propose d'adopter une mesure générale aussi radicale que l'on peut imaginer qui consiste à établir l'égalité des droits et des charges entre les différentes classes de la population. Une telle égalité qui nivellerait les différents groupes sociaux dissiperait, pense HUMBOLDT, les nuages menaçants planant sur l'avenir du pays. « Des exemples récents, avertit-il, nous montrent combien il est dangereux de laisser faire que les Indiens forment un *Status in Statu*, combien il est dangereux de perpétuer leur isolement, le côté barbare de leurs coutumes, leur misère et avec tout cela les motifs de haine contre les autres races; ces mêmes Indiens stupides, indolents et qui se laissent fouetter avec résignation à la porte de l'église se montrent actifs, impétueux et cruels chaque fois qu'ils agissent en masse à l'occasion d'une réunion populaire. » L'image que l'on se fait de l'Indien finit par se transformer en un spectre, en une âme terriblement opprimée qui peut exploser si, par suite de n'importe quel accident, la mèche de la haine s'enflammait.

Pour cette raison, HUMBOLDT, conscient de l'énorme importance de cette question, considère qu'il est du plus haut intérêt, y compris pour la tranquillité des créoles, de s'occuper des Indiens et de les sortir de leur état actuel de barbarie, d'abjection et de misère et pour le même motif il se croit obligé de terminer l'*Essai politique* en exprimant le désir que cette œuvre arrive à inculquer dans l'esprit des gouvernements une vérité importante « que le bien-être des blancs est intimement lié à celui de la race cuivrée et qu'il ne peut y avoir de bonheur durable dans les deux Amériques tant que cette race humiliée, mais non avilie par une longue oppression, n'arrivera pas à participer à tous les avantages dérivés du progrès de la civilisation et du perfectionnement de l'ordre social ».

Dans ceci, comme dans beaucoup d'autres choses, HUMBOLDT fut un véritable prophète. Le spectre a continué à menacer l'Amérique. Mais son influence maléfique, que le libéralisme tenta en vain de conjurer au moyen de l'application de ses principes, s'est fait beaucoup plus sentir dans le domaine du bonheur que dans celui de la paix : elle a affecté par-dessus tout le développement de l'économie et la constitution de la Société.

CYTOLOGIE,
ÉVOLUTION ET SYSTÉMATIQUE
DES
SPHAEROÏDÉS (RADIOLAIRES)

par

ANDRÉ HOLLANDE
Professeur de Biologie générale
Faculté des Sciences
Alger

et

MONIQUE ENJUMET
Attachée de Recherches
au C. N. R. S.
Alger

Source : MNHN, Paris

CYTOLOGIE, ÉVOLUTION ET SYSTÉMATIQUE DES SPHAEROÏDÉS (RADIOLAIRES)

SOMMAIRE

CHAPITRE III

LE NOYAU DU TROPHOZOÏTE OU NOYAU PRIMAIRE

CHAPITRE IV

CHAPITRE V

CHAPITRE VI

LE SQUELETTE

CHAPITRE VII

PHYLOGÉNIE, AFFINITÉS ET RÉPARTITION DES SPHAERELLAIRES

II. PARTIE : SYSTÉMATIQUE DES SPHAEROÏDÉS

CHAPITRE I. — *LES PÉRIAXOPLASTIDIÉS*

CHAPITRE II. — *LES CENTROAXOPLASTIDIÉS*

CHAPITRE III. — *LES ANAXOPLASTIDIÉS*

ADDENDUM I

ADDENDUM II

AVANT-PROPOS

Nous nous faisons un plaisir de rappeler au début de ce travail, la part qui revient à notre dévouée dessinatrice, Mme O. Ferru, dont le talent se retrouve dans tous les dessins qui illustrent cet ouvrage; nous lui exprimons nos sincères remerciements. Nous sommes heureux également de témoigner notre gratitude à M. le Professeur Roger Heim, Membre de l'Institut, Directeur du Muséum et à l'Assemblée des Professeurs du Muséum, dont l'appui moral et matériel a permis l'impression de cette publication. M. le Professeur Séguy a mis toutes ses compétences artistiques au service des essais de reproduction de nos planches; il nous a fait bénéficier en outre de son aide pour la correction de nos épreuves; nous l'assurons de notre affectueuse reconnaissance. Nos recherches ont été grandement facilitées par d'importantes subventions accordées par le Centre National de la Recherche Scientifique et par le Comité local d'Étude des Côtes de l'Algérie. A tous ceux qui ont soutenu nos efforts et encouragé nos recherches, nous exprimons notre infinie reconnaissance. Nous sommes heureux également de mentionner l'aide précieuse que nous ont apportée chaque jour les marins de la Station maritime d'Alger, MM. Affidi et De San Pedro. Nous terminerons en remerciant MM. A. Lahure, leurs techniciens et particulièrement M. L. Méry pour leurs efforts et pour le soin qu'ils ont apporté à la réalisation de cette publication.

INTRODUCTION

Dans un précédent travail relatif aux Sphaerocollides, nous avons étudié tout spécialement la sporogenèse et les modifications nucléaires qui l'accompagnent. Nous pensions alors que le noyau primaire des Sphaerocollides conservait, en dépit de sa grande taille, un stock chromosomique déterminé durant toute la phase trophique du Protiste et qu'au moment de la reproduction, il devenait polyploïde avant de s'émietter en innombrables noyaux secondaires. Il était intéressant de s'assurer que les conclusions auxquelles nous étions parvenus, restaient valables chez les autres Spumellaires : les Sphaerellaires. Tel a été le but initial du présent mémoire, tel a été aussi notre principal souci au cours de nos recherches.

Bien vite, toutefois, nous nous sommes aperçus que notre projet n'était pas dépourvu d'ambition. Récolte et tri du matériel, maintien de ce dernier en survie jusqu'à la période sporogénétique, demandèrent une longue et laborieuse mise au point. La confection des coupes histologiques fut aussi, bien souvent, l'objet de déboires, les coques silicieuses de nos animalcules ne manquant pas d'ébrécher le rasoir du microtome. Surmonter ces difficultés ne nous demanda cependant que de la patience. L'écueil qui faillit nous faire échouer fut bien plutôt celui de la détermination du matériel. Nous comptions faire œuvre uniquement de cytologiste, il nous fallut, en outre, aborder le terrain de la taxonomie, faute de trouver les précisions suffisantes dans l'œuvre de nos devanciers. C'est uniquement sur la morphologie du squelette que repose, en effet, depuis Haeckel, la classification des Sphaerellaires. Forme, disposition et nombre des coques, nombre des spicules sont les seuls critères invoqués pour différencier les tribus, les familles, les genres ou les espèces. Il n'est tenu compte que très incidemment des modifications phénotypiques dues soit aux conditions écologiques, au polymorphisme spécifique, ou à la croissance des Protistes. La classification, comme le remarque ironiquement Enriques, est très formelle, faite pour épater les bourgeois. A vrai dire, on a quelque peu l'impression de voir groupés les Radiolaires tout comme l'eussent été des timbres-poste triés selon le format ou la couleur. Nous nous sommes efforcés, quant à nous, d'établir des lignées phylogénétiques en tenant compte à la fois de la morphologie du squelette, de sa croissance, de ses variations en fonction du milieu et de la structure du corps mou.

Notre travail concerne l'étude de plus de soixante-quinze espèces (1) appartenant à quarante-huit genres différents (voir liste des espèces étudiées p. 13). Malheureusement il se rapporte uniquement, ou presque, aux Sphaeroïdés, et n'offre que peu de données sur les Larcoïdés, les Prunoïdés et les Discoïdés. Nos observations actuellement en cours sur ces dernières formes compléteront, dans un avenir proche, nos présents résultats. Dans une partie générale, nous exposerons les traits essentiels de l'organisation, de la croissance et de la reproduction des Sphaerellaires comparativement à celle des autres Radiolaires; dans une seconde partie, nous ferons état des données systématiques et des conceptions évolutives auxquelles nous avons été conduits.

(1) Trente-sept espèces, douze genres et une famille sont nouveaux.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1. — Récolte. Les Radiolaires qui font l'objet de ce travail proviennent, pour la plupart, des eaux de la Baie d'Alger. Plus rares sont ceux que nous avons recueillis dans la rade de Villefranche-sur-Mer ou au large des côtes de Monaco. Pour leur récolte, les filets utilisés sont généralement du type filet fermant de Nansen, en soie à bluter ou en tissu de nylon, à collecteur en laiton ou en plexiglas, muni d'un fond amovible (1). Ils sont traînés horizontalement à la profondeur désirée puis fermés avant remontée.

2. — Culture. Le tri du plancton une fois effectué, les Protistes sont placés isolément en chambre à température constante (14°) dans des cristallisoirs ou dans des salières remplis d'eau de mer filtrée, additionnée de quelques gouttes d'une culture de petits Flagellés, chlorophylliens ou non. On peut ainsi les maintenir en élevage un temps relativement long — un mois et plus — à condition toutefois de renouveler l'eau des récipients deux fois par vingt-quatre heures. De cultures proprement dites, nous n'avons pas réussi à en obtenir. La survie des Radiolaires, dans les conditions indiquées, est néanmoins suffisamment longue pour qu'on puisse observer à loisir les modalités de la croissance du squelette et les diverses phases de la sporogenèse.

3. — Examen sur le vivant. L'examen sur le vivant est pratiqué soit à la loupe binoculaire, le Protiste étant en pleine eau dans une salière, soit au microscope, l'animalcule étant maintenu entre une lame et une lamelle pourvue aux quatre coins d'une petite cale de pâte à modeler. Il est aisé, de la sorte, d'observer à la fois les pseudopodes, les granulations pigmentaires, les Xanthelles, voire le contenu de la capsule...

4. — Fixation et coloration. Voici la liste des fixateurs et colorants que nous avons généralement utilisés dans nos recherches :

Bouin ordinaire suivi d'une coloration au Mann ou à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain.

Flemming-Hématoxyline ferrique ou Feulgen.

Alcool-formol-acide acétique (méthode de Unna) — coloration au vert de méthyle-pyronine.

Hirschler-imprégnations osmiques.

Nous avons pratiqué également des fixations à l'acide osmique liquide (1%) suivies ou non d'une coloration au carmin ou à la fuchsine d'Altmann.

5. — Technique pour la détermination. Dans notre travail, nous nous sommes astreints à ne faire d'études cytologiques que sur Protistes préalablement déterminés en toute certitude. Le seul examen sur le vivant ne permettant pas en général d'atteindre ce but, nous

(1) Collecteur et filet ont été réalisés selon les données que Jean CACHON a récemment exposées (1957) dans une note publiée au *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco.*

avons dû, pour y parvenir, employer la technique suivante. Après fixation et lavage, les Radiolaires sont portés dans un bain d'alcool à 70° légèrement teinté d'éosine, puis progressivement déshydratés. Après passage dans l'alcool amylique, ils sont éclaircis dans l'essence de girofle, identifiés, dessinés le cas échéant, puis inclus isolément.

Dans certains cas, lorsque le squelette est très épais ou les coques nombreuses, l'emploi de l'α-bromo-naphtalène, en place de l'essence de girofle, est à recommander. Dans d'autres cas, si l'on dispose de nombreux individus de la même espèce, la dissection ménagée du squelette doit être entreprise. Noyau et nucléoles peuvent de même être isolés de la capsule centrale.

6. — Inclusions. Pour l'inclusion proprement dite, les Radiolaires, au sortir de l'essence de girofle, sont successivement portés dans l'alcool amylique, l'huile de vaseline et enfin dans la paraffine (56°). Les manipulations s'effectuent en salières; ces dernières conviennent particulièrement au traitement de très petites pièces qu'il est possible d'orienter à volonté sur le fond. L'épaisseur des coupes varie selon les besoins de 2 à 7 μ.

Les spores des Sphaerellaires et des Nassellaires tout comme celles des Sphaerocollides doivent avant tout être observées sur le vivant; aucun fixateur, en effet, n'est susceptible de conserver d'une manière satisfaisante leur morphologie.

LISTE DES GENRES ET DES ESPÈCES DE RADIOLAIRES ÉTUDIÉS DANS LE PRÉSENT MÉMOIRE

COLLODAIRES.

1. *Thalassicolla nucleata* Huxley.
2. *Thalassicolla spumida* Hkl.
3. *Thalassoxanthium sphaeronuclœlatum* nov. sp.
4. *Thalassoxanthium spumidum* nov. sp.
5. *Thalassophysa sanguinolenta* Hkl.
6. *Thalassolampe margarodes* Hkl.
7. *Bathysphaera pelagica* nov. gen. nov. sp.

SPHAERELLAIRES.

1. Sphaeroidae.

8. *Cenosphaera reticulata* Hkl.
9. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
10. *Stigmosphaera cruciata* nov. sp.
11. *Stigmosphaerusa horrida* nov. gen. nov. sp.
12. *Stigmostylus ferrusi* nov. gen. nov. sp.
13. *Heliaster hexagonium* nov. gen. nov. sp.
14. *Hexastylus horridus* nov. sp.
15. *Tetrapetalon elegans* nov. gen. nov. sp.
16. *Arachnostylus tregouboffi* nov. gen. nov. sp.
17. *Excentroconcha minor* Mast.
18. *Spongosphaera polyacantha* Muller.
19. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
20. *Spongodendron macrodoras* nov. gen. nov. sp.
21. *Hexadoras arachnoïdale* nov. sp.
22. *Plegmosphaera pachyplegma* Hkl.
23. *Plegmosphaera leptoplegma* Hkl.
24. *Plegmosphaera coronata* nov. sp.
25. *Plegmosphaera entodictyon* Hkl.
26. *Spongoplegma rugosa* nov. sp.
27. *Spongoplegma radians* nov. sp.
28. *Diplospongus dendrophorus* Mast.
29. *Diplospongus* sp.
30. *Spongodrymus elaphococcus* Hkl.
31. *Spongodrymus gracilis* nov. sp.
32. *Rhizosphaera helicoïdalis* nov. sp.
33. *Rhizosphaera algerica* nov. sp.
34. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
35. *Rhizosphaera spongiosa* nov. sp.
36. *Rhizosphaera trigonacantha* Hkl.

37. *Rhizosphaera drymodes* nov. sp.
38. *Actinosphaera capillaceum* nov. gen. nov. sp.
39. *Hexacontium asteracontion* Hkl.
40. *Hexacontium arachnoïdale* nov. sp.
41. *Actinomma mediterranensis* nov. sp.
42. *Thecosphaera bulbosa* nov. sp.
43. *Thecosphaera radians* nov. sp.
44. *Haplosphaera sphaerica* nov. gen. nov. sp.
45. *Acanthosphaera* sp.
46. *Diplosphaera hexagonalis* Hkl.
47. *Diplosphaera cachoni* nov. sp.
48. *Diplosphaera ramosissima* nov. sp.
49. *Rhizoplegma radicatum* Hkl.
50. *Rhizoplegma verticillata* Hkl.
51. *Thalassoplegma deflandrei* nov. gen. nov. sp.
52. *Lychnosphaera regina* Hkl.
53. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.
54. *Haeckeliella macrodoras* nov. gen. nov. sp.
55. *Cladococcus viminalis* Hkl.
56. *Cladococcus spinifer* Hkl.
57. *Cladococcus pinetum* Hkl.
58. *Cladococcus lychnosphaerae* nov. sp.
59. *Elaphococcus cervicornis* Hkl.
60. *Porococcus enigmaticus* nov. gen. nov. sp.
61. *Centrocubus mediterranensis* nov. sp.
62. *Centrocubus ruber* nov. sp.
63. *Octodendron hamuliferum* nov. sp.
64. *Octodendron arachnoïdale* nov. sp.
65. *Octodendron spathillatum* Hkl.

2. DISCOIDAE.

66. *Cristallosphaera cristalloïdes* Popofsky.
67. *Cristallosphaera elongata* nov. sp.
68. *Excentrodiscus echinatus* nov. gen. nov. sp.
69. *Astrophacus viminalis* nov. sp.
70. *Dictyocoryne charybdaea* Hkl.

3. LARCOIDAE.

71. *Tetrapyle* sp.

4. PRUNOIDAE.

72. *Spongoliva* sp.

NASSELLAIRES.

73. *Cystidium* sp.
74. *Cystidium spiculosum* nov. sp.
75. *Litharachnium tentorium* Hkl.
76. *Eucyrtidium* sp.

I. PARTIE GÉNÉRALE

HISTORIQUE

Nombreux sont les travaux sur les Sphaerellaires; la majorité d'entre eux concernent essentiellement des recherches de systématique et ont en conséquence, pour principal objectif, l'étude du squelette. L'œuvre monumentale de Haeckel est connue de tous. En dépit de ses imperfections, son intérêt général ne peut être discuté. Les travaux de Brandt, de Popofsky, de Schröder, de Mast ont également apporté de 1892 à 1910, une somme considérable de faits concernant les Radiolaires de l'Atlantique et du Pacifique. A Enriques (1931), nous devons de précieux renseignements sur la formation et le développement du squelette. Mais c'est à Richard Hertwig auquel nous sommes redevables du meilleur de nos connaissances sur le corps mou des Sphaeroïdés et des Discoïdés. Ce grand biologiste, dans trois importantes contributions successives, a prophétiquement tracé le cadre dans lequel devaient se développer nos conceptions cytologiques modernes. Il a reconnu les relations exactes entre le squelette et la capsule centrale, montré que cette dernière englobait progressivement au cours de sa croissance les coques primitivement corticales; il a observé avec minutie, la structure de certains noyaux et montré que cette dernière pouvait servir de base à une nouvelle systématique rationnelle des Sphaeroïdés. Il a vu l'axoplaste chez les Rhizosphaerides et chez *Actinosphaera* (*Haliomma* pro parte), observé chez un *Diplosphaera* des travées plasmatiques rayonnant à partir du noyau et dont il a pressenti l'homologie avec les axopodes. On s'étonne que tant de documents précieux, pour fragmentaires qu'ils aient pu apparaître, soient restés dans l'oubli et n'aient pas trouvé crédit dans les Traités classiques de Protistologie. Nous n'avons nous-mêmes reconnu l'important apport de R. Hertwig à la cytologie des Sphaerellaires qu'une fois notre travail achevé. Nous ne pouvons cacher la satisfaction que nous avons éprouvée en confrontant les vues de Hertwig avec les nôtres. Nous sommes heureux de rendre hommage ici à la mémoire de ce grand Protistologue.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES PRINCIPAUX GROUPES DE SPHAERELLAIRES

Les Sphaerellaires constituent le groupe le plus important des Radiolaires. Ils sont caractérisés par leur squelette formé de coques concentriques grillagées, régulières ou non, uniques ou multiples, constituées par des éléments siliceux pleins. D'après la forme du squelette, on le sait, on a divisé les Sphaerellaires en quatre grands groupes : Sphaeroïdés, Prunoïdés, Discoïdés et Larcoïdés. Nous croyons utile, avant d'exposer dans le détail nos recherches, de rappeler pour chacun d'eux quelques caractéristiques essentielles dont la connaissance facilitera, aux non-spécialistes, la lecture de ce travail.

1. Sphaeroïdés.

Ce sont les Sphaerellaires dont le squelette a une symétrie du type homaxone. Il y a une ou plusieurs coques concentriques grillagées ou spongieuses, sphériques, reliées entre elles soit par des trabécules, soit par des spicules radiaires. *Arachnosphaera*, très commun dans le plancton méditerranéen, peut être pris comme type de ce groupe (fig. 3 Pl. XLII, fig. 6 Pl. XXII et fig. 1 et 2 Pl. XXIX). C'est une petite sphère jaune ou brunâtre, de 300 μ de diamètre, noyée dans une mince couche de gelée transparente. Il s'en échappe une multitude de fins pseudopodes rigides, hyalins, effilés comme des aiguilles et qui rarement s'anastomosent : ce sont les axopodes. Il en part aussi un grand nombre de baguettes siliceuses radiaires, les spicules, qui tous, par leur base, convergent sur une coque interne délicate, grillagée à mailles polygonales, la *macrosphère*. Tous les spicules possèdent des verticilles de branches latérales qui s'anastomosent et dont l'union concourt à la formation de coques secondaires, plus périphériques et en nombre variable selon l'âge du Protiste. Le corps cellulaire proprement dit est, comme celui de tout Radiolaire, fait de deux parties essentielles, l'une périphérique ou ectoplasmique, l'autre centrale ou capsulaire. A la limite de ces deux régions, s'observe une membrane ténue, la membrane capsulaire, qui supporte un grand nombre de petites fusules par l'intermédiaire desquelles se trouvent assurées les communications entre ecto-et endoplasme et par lesquelles s'échappent les axopodes. Au centre de la capsule, loge un gros noyau que limite une épaisse membrane, hérissée de petites papilles. Dans le cortex nucléaire, s'observent toujours de quatre à huit sphérules nucléolaires, complexes, de grand diamètre. Le plasma endocapsulaire, très vacuolaire et riche en réserves de toutes sortes (gouttelettes graisseuses, sphérules albuminoïdes à concrétions internes...) est découpé en travées radiaires par des colonnettes d'un plasma plus dense, homogène, finement granuleux, les colonnettes pseudopodiques. Ces dernières aboutissent à des fusules privilégiées et dans leur axe, se voit un fin filament rétractile. Ce sont elles qui sont à l'origine des axopodes. Contre la membrane capsulaire, au côté externe, siègent, uniformément répartis ou groupés en amas polaires, de gros granules pigmentaires, noyés dans la couche ectoplasmique, que traversent les axopodes. Selon l'âge de l'animalcule, partant selon la taille de la capsule centrale, la macrosphère est soit extra-soit intracapsulaire. De même certaines des coques périphériques, primitivement corticales, peuvent secondairement devenir médullaires.

La description qui vient d'être faite, aux détails près, s'applique à tous les Sphaeroïdés que nous réunissons dans le groupe des *Anaxopodidés*. Chez les autres Sphaeroïdés, interviennent des modifications du squelette dont il sera fait état ci-dessous; d'autre part, chez eux, le noyau, dépourvu de gros nucléoles, est limité par une membrane ténue qui ne porte pas de papilles. Les axopodes dépendent, en effet, d'une formation particulière, l'axoplaste ou centroplaste, comparable à celui qui est connu chez certains Héliozoaires.

Dans le groupe des *Périaxoplastidiés*, l'axoplaste est extra-ou juxtanucléaire; dans les *Centroaxoplastidiés*, il est devenu intranucléaire. Dans l'un et l'autre cas cependant, les axopodes traversent le noyau qui se trouve ainsi perforé d'une multitude de petits canalicules. Ajoutons, enfin, que, dans certaines formes que nous considérons comme primitives, il existe un faisceau d'axopodes spécialisés enrobés d'un plasma particulier, le *plasma axoflagellaire* qui détermine une symétrie radiaire, se superposant à la symétrie homaxone de l'animalcule. Ce plasma axoflagellaire est à l'origine d'un axopode, complexe, gros et très long, et qui est l'homologue de *l'axoflagelle* décrit par nos devanciers chez certains Spongurides ou Discoïdes du genre *Euchitonia*.

2. — Discoïdés (Pl. LXII, fig. 1 à 6).

Les Discoïdes sont des Sphaerellaires dont le corps est généralement lenticulaire ou en forme de disque plat. Les coques, elles-mêmes aplaties, uniques ou multiples, grillagées ou spongieuses, sont dites phacoïdes. Elles sont munies ou non d'épines radiaires marginales ou de prolongements également *marginaux*, simples ou bifurquées, jamais (?) tricarénées. Certaines espèces sont pourvues d'une ou de deux *microsphères* mais la plus interne d'entre elles, autant que nous sachions, est *excentrique*. Chez quelques représentants de ce groupe, existe à la périphérie, de la coque externe, une lame siliceuse, plate, unie ou divisée en logettes par des cloisons, appelée ceinture.

Le corps cellulaire des Discoïdes, dans l'état actuel de nos connaissances, semble essentiellement caractérisé par la présence d'un noyau à structure très dense (fig. 4 et 5, Pl. XXIV), très chromophile, fortement lobé, dépourvu à la fois d'axoplaste et de gros nucléoles; la membrane nucléaire est mince. Malgré l'absence d'axoplaste, on note parfois l'existence d'un plasma axoflagellaire et d'un axoflagelle.

3. — Larcoïdés.

Capsule centrale et squelette chez les Larcoïdés, ont subi une croissance différentielle selon trois axes principaux d'inégale longueur. Le corps, en conséquence, a la forme d'un ellipsoïde lenticulaire. L'axe unissant les pôles antérieur et postérieur est l'axe longitudinal; c'est généralement le plus long. Celui qui passe par les faces droite et gauche est dit transversal; l'axe sagittal joint les faces antérieure et postérieure. Axes latéral et sagittal déterminent le plan équatorial; axes longitudinal et sagittal le plan sagittal ou médian, enfin axes longitudinal et latéral le plan latéral. Le squelette est fait d'une ou de plusieurs coques, grillagées ou spongieuses, complètement grillagées ou non selon les cas. Dans cette dernière éventualité, elles se réduisent à de simples ceintures perpendiculaires les unes aux autres et laissant ainsi un certain nombre d'ouvertures ou fenêtres. Parfois les coques sont étranglées par des constrictions verticales; parfois aussi la croissance du corps, irrégulière, se fait en spirale. Enfin les coques sont tout à fait irrégulières dans quelques espèces. Ce sont les formes du genre *Tetrapyle* qui, somme toute, sont les plus caractéristiques. Nous en décrirons rapidement le squelette.

Il y a trois coques chez *Tetrapyle* (fig. 2 et 3, Pl. LXI). La plus interne (fig. 4 et 5, Pl. LXII) ou microsphère, dorsale par définition, a un très petit diamètre (10 μ); elle se réduit parfois à une simple chambre que limite un cadre siliceux polygonal. Il en part, selon l'axe transversal du corps, deux expansions aliformes, grillagées, qui s'élargissent rapidement puis s'incurvent en direction ventrale, pour finalement s'unir l'une à l'autre. Expansions latérales et plaque grillagée ventrale délimitent ainsi la coque d'ordre 2 qui présente au côté dorsal de larges perforations ou fenêtres. La coque d'ordre 3 morphologiquement comparable à la coque d'ordre 2, mais beaucoup plus grande qu'elle, s'individualise pareillement : ce sont deux expansions aliformes, nées cette fois-ci sur les côtés de C 2, toujours selon l'axe transversal, qui prennent part à sa constitution. La coque n° 2 est dite du type trizonal parce que limitée par trois ceintures qui sont l'une équatoriale, les autres respectivement latérale et sagittale. Cette dernière est constituée par la lame grillagée siliceuse qui réunit les expansions aliformes de la troisième coque. Celle-ci ne possède que deux ceintures; elle est du type dizonal : seules les ceintures latérale et équatoriale sont représentées Il va sans

dire que selon le stade de croissance la ceinture latérale est complète ou non, les lames siliceuses latérales s'étant ou non réunies aux deux pôles antérieur et postérieur du Protiste.

Le corps des *Tetrapyle*, comme celui des Sphaeroïdés, est entouré d'une importante gelée que perforent les pseudopodes. La capsule centrale, primitivement lentelliptique, est souvent lobée chez l'adulte. Le noyau (fig. 3, Pl. XXIV), déformé par le squelette, est fortement lobé et rappelle beaucoup par sa structure celui des Discoïdés du genre *Excentrodiscus* par exemple. Un axoflagelle correspond à l'axe longitudinal du corps. Des pseudopodopes prolongent les « spicules ». Des Xanthelles sont présentes.

4. — Prunoïdés.

D'après HAECKEL, les Sphaerellaires de ce groupe sont caractérisés par la croissance inégale de deux axes de leur corps, de sorte que ce dernier au lieu d'être sphérique, devient elliptique ou cylindrique. Le squelette est fait d'une ou de plusieurs coques, soit grillagées, soit entièrement ou partiellement spongieuses, pourvues ou non d'épines.

DEFLANDRE (1953) a montré qu'en fait, du point de vue squelette, la distinction fondamentale entre Prunoïdés et Sphaeroïdés n'existe pas; bien des Sphaeroïdés, écrit-il, ont une coque qui n'est pas sphérique mais prunoïde, et chez des Prunoïdés, on trouve des coques internes parfaitement sphériques. Cette dernière éventualité est particulièrement manifeste chez *Spongoliva* dont nous donnons un dessin (fig. 1, Pl. LXIII). Les quelques données cytologiques dont nous pouvons faire état actuellement, ne nous permettent pas de différencier les uns des autres, Discoïdés, Larcoïdés et Prunoïdés. Il faut donc attendre de plus amples renseignements sur ces groupes, avant d'entreprendre des remaniements systématiques. Les matériaux que nous avons à l'étude nous seront probablement de quelque utilité de ce point de vue.

CHAPITRE PREMIER

LA CAPSULE CENTRALE ET L'ENDOPLASME

I. DONNÉES GÉNÉRALES SUR LA CAPSULE CENTRALE

On sait que les Radiolaires se distinguent essentiellement de tous les autres Rhizoflagellés (1), par la possession d'une membrane capsulaire interposée entre ectoplasme et endoplasme, et qui délimite ce qu'il est convenu d'appeler la capsule centrale. C'est dans cette capsule que logent le noyau et les éléments générateurs des pseudopodes.

La forme de la capsule chez les Sphaerellaires — nous parlons surtout des Sphaeroïdés — est très variable d'un genre à l'autre. Régulièrement sphérique ou légèrement elliptique, dans des formes telles que *Centrocubus, Arachnosphaera, Cenosphaera, Stigmosphaera,* elle est irrégulièrement mamelonnée par suite des pressions qu'exerce sur elle le squelette, chez *Spongodendron, Diplospongus* ou *Excentroconcha* par exemple. Chez de très nombreuses formes, *Porococcus, Cladococcus, Rhizosphaera, Lychnosphaera, Acanthosphaera, Haeckeliella,* elle est découpée en lobes réguliers entre lesquels s'immiscent la gelée et occasionnellement des granules pigmentaires. Les lobulations, dans bien des cas, semblent résulter de l'obstacle qu'offrent les coques, au libre accroissement de la capsule (voir plus loin les relations entre squelette et capsule centrale). Dans d'autres cependant, elle semble conditionnée par des facteurs internes : chez *Acanthosphaera,* en effet, la capsule centrale, bien que d'un très petit diamètre par rapport à la coque, est néanmoins lobée; chez *Haeckeliella* les digitations capsulaires naissent au contact de C2 et non pas de C1 ; chez *Arachnosphaera* et un grand nombre de Centroaxoplastidiés *(Hexacontium, Rhizosphaera, Actinosphaera)* la capsule, bien qu'englobant plusieurs coques, reste sphérique.

La taille de la capsule est fonction et de l'âge du Protiste, et de l'espèce à laquelle il appartient. A titre indicatif, on peut mentionner que les plus grosses capsules que nous ayons observées dépassent un diamètre de 400 μ *(Cenosphaera tenerrima, Diplospongus, Plegmosphaera...).*

II. LA MEMBRANE CAPSULAIRE DES SPHAERELLAIRES

La membrane capsulaire, contrairement à celle des Collodaires, est toujours d'une *extrême ténuité,* au point qu'il est même parfois assez délicat d'en reconnaître l'existence sur coupes. Elle est cependant ferme et très élastique. Sans affinité bien particulière pour les

(1) Selon B. Biecheler (1934) on trouve, chez *Plectodinium nucleovolvatum,* une enveloppe épaisse périnucléaire, que l'auteur homologue à la capsule centrale des Radiolaires. Cette enveloppe existe très réellement : nous nous en sommes convaincus lors d'observations en microscopie électronique (en collaboration avec Jean Cachon). Nous ne pensons pas toutefois qu'elle soit l'homologue d'une membrane capsulaire. Zimmermann (1930) cependant, chez *Gymnaster pentasterias,* a découvert, distante du noyau, une membrane mince et lisse, élastique et résistante, insoluble dans l'acide acétique, mais attaquée par l'eau de Javel, qu'il identifie à une membrane capsulaire. Le fait mérite d'être vérifié.

colorants, résistante à l'action des acides et des bases, elle semble de nature protéique et par sa constitution se rapproche peut-être de la chitine (pseudo-chitine des auteurs).

On admet classiquement que cette membrane, à la manière de celle des Collodaires, est perforée d'une infinité de pertuis assurant la communication entre ectoplasme et endoplasme. Cette conception mérite d'être précisée.

La membrane capsulaire, en fait, s'épaissit par places, et développe de petits organites cylindriques ou coniques, creusés d'un canal; ce sont eux que nous nommons fusules (1). Ces fusules sont inégalement développées selon les genres. A peine perceptibles chez certaines espèces (Anaxoplastidiés en général), à un grossissement de 800 à 1 000, elles sont au contraire fort bien individualisées dans d'autres; *Centrocubus*, *Octodendron* et *Actinosphaera* sont les formes qui se prêtent le mieux à leur observation (Pl. XXXIV fig. 1, 2, etc.; Pl. XXVI fig. 3; Pl. XXIII fig. 1).

Contrairement à la membrane, les fusules sont fortement éosinophiles et sidérophiles. Dans un même individu, existent généralement deux types de fusules : les unes de grande taille, en nombre apparemment fixe, les autres plus petites et d'autant plus abondantes, semble-t-il, que le Protiste est plus développé. Aux grosses fusules, aboutissent, comme nous le verrons, les filaments axiaux des axopodes; par les plus petites, filtre la portion corticale de l'endoplasme qui se répand à l'extérieur de la capsule, où il forme le « *Sarcode Matrix* » des auteurs, c'est-à-dire la couche cytoplasmique aux dépens de laquelle s'individualisent les pseudopodes « réticulés ». Chez de nombreuses formes (*Cenosphaera*, *Heliaster*, *Spongosphaera*, etc.), en un point privilégié de la capsule, la membrane porte, étroitement serrées les unes contre les autres, des fusules remarquables par leur plus grand développement (Pl. XXXI fig. 6; Pl. XXXII fig. 1). Ce sont les fusules du système axoflagellaire dont nous reparlerons ci-dessous.

III. REMARQUES SUR LA MEMBRANE CAPSULAIRE DES NASSELLAIRES

On sait que chez les Nassellaires la membrane capsulaire, relativement épaisse, offre une plage privilégiée qui est seule à présenter des perforations par l'intermédiaire desquelles filtre le plasma endocapsulaire. C'est le « champ polaire » des auteurs classiques. Nous nous sommes assurés qu'à son niveau, et là seulement, s'observent des fusules inégalement développées, mais qui, morphologiquement, sont en tout point comparables à celles des Sphaerellaires (Pl. XXXVII fig. 1). La notion de champ polaire n'est d'ailleurs que partiellement exacte. Si les fusules, en effet, sont bien groupées à l'un des pôles de la capsule centrale chez *Cystidium* par exemple, chez d'autres, elles sont différemment réparties. Ainsi chez *Litharachnium* (Pl. XXXVI fig. 3), les fusules sont disposées le long d'un cercle situé à une certaine distance du pôle antérieur. Chez *Eucyrtidium* (Pl. XXXVI fig. 1) où la capsule est quadrilobée, elles s'égrènent tout au long de la face interne des lobes.

IV. L'ENDOPLASME ET SES INCLUSIONS CHEZ LES CENTRO- ET LES PÉRIAXOPLASTIDIÉS

Chez beaucoup de Sphaerellaires, l'endoplasme, relativement homogène et compact chez les individus jeunes, marque une très nette tendance chez l'adulte, à se découper en

(1) Les fusules ont été vues par HERTWIG, chez *Actinosphaera*, mais interprétées par cet auteur, comme étant des chromidies accumulées dans le cortex ectoplasmique.

travées radiaires partiellement autonomes. Il est évident que ces travées sont tout particulièrement nettes lorsque la capsule centrale est digitée en nombreux lobes, comme c'est le cas chez *Lychnosphaera* (Pl. XXX fig. 1) ou *Diplosphaera* par exemple. Mais on les observe également dans les espèces qui, la vie durant, conservent une capsule sphérique. Cette disposition semble commandée par la présence de coques au travers desquelles, au cours de la croissance, a dû filtrer le plasma. Après avoir franchi l'obstacle, ce dernier reste lobulé, tandis que, au-dessus de lui, se reforme une membrane capsulaire à contour régulier. A l'appui de cette façon de voir, semble plaider le fait que chez les *Plegmosphaera*, où il n'y a pas de coque interne, l'endoplasme forme une nappe continue.

Ces généralités une fois exposées, il nous faut étudier séparément l'endoplasme chez les Centroaxoplastidiés et les Périaxoplastidiés et chez les Anaxoplastidiés.

Chez les Péri- et les Centroaxoplastidiés, contrairement à ce qui s'observe chez les Anaxoplastidiés, l'endoplasme, qu'il soit découpé ou non en lobules, constitue une seule et même entité morphologique et physiologique. Il est très fréquemment farci de vacuoles claires, à contenu anhyste, et décrites par les auteurs allemands sous le nom de « *kugeligen wasserhellen Bläschen* ». Ces vacuoles s'ordonnent en files radiaires assez épaisses, que sépare les unes des autres, le plasma au travers duquel courent les axopodes. Après fixation au Bouin ou à l'acide osmique, ces vacuoles conservent leur sphéricité et, coiffant un de leurs pôles, s'observe, bien souvent sinon toujours, une petite calotte éosinophile, irrégulière, qui paraît externe. Nous ignorons sa signification. De même, nous ne savons pas nous prononcer sur la nature du contenu vacuolaire; peut-être celui-ci, par sa faible densité, contribue-t-il à alléger le poids spécifique de l'animalcule. De toute façon, une comparaison s'impose entre ces vacuoles et celles qui creusent si fréquemment l'endoplasme de maints Collodaires.

Au nombre des inclusions paraplasmiques, il convient de citer les lipides, les sphérules albuminoïdes à concrétion interne et certains cristaux de nature vraisemblablement protidique.

Les lipides, qui contribuent très certainement à alléger le poids spécifique du Protiste, sont toujours présents, mais leur abondance toutefois ne semble être que rarement en rapport direct avec le développement du squelette siliceux. Leur répartition n'obéit, semble-t-il, à aucune règle bien précise. Néanmoins dans certaines espèces, ils affectent une localisation assez stricte. Chez *Rhizoplegma* par exemple (Pl. XXX fig. 2), à l'apex de chaque lobule capsulaire, siègent deux ou trois volumineux globules fortement osmio-réducteurs, tandis qu'une épaisse couronne de sphérules, plus petites, se localise à la base des lobes, au côté interne de la macrosphère. Chez *Rhizosphaera* (Pl. XXIV fig. 1), les graisses colonisent toute la capsule, mais certains globules, plus fortement osmioréducteurs, occupent une position corticale. Surtout corticales, aussi, sont les graisses chez *Diplospongus*, *Spongodendron*, etc. Le lecteur voudra bien se reporter à la partie systématique de ce travail, pour une documentation plus précise.

L'identification chimique des divers lipides, chez les Sphaeroïdés, n'a pas retenu notre attention. Le fait qu'ils ne réduisent pas tous l'acide osmique, avec la même intensité, suffit cependant à montrer qu'ils n'ont pas tous la même composition.

A la catégorie des inclusions lipidiques, nous rapportons, bien qu'avec doute, certaines inclusions particulières que nous avons observées chez *Cenosphaera reticulata* (fig. 1 et 2

Pl. XXXIII) et quelques *Hexacontium*. Il s'agit de grosses inclusions sphériques ou plus généralement hémisphériques, régulièrement disposées sous la membrane capsulaire du Protiste. Ces inclusions inactives entre nicols croisés, non colorables par le noir Soudan ou le rouge Congo, insolubles dans l'alcool et le xylène, réduisent à la longue l'acide osmique et noircissent fortement. Chez *Plegmosphaera coronata* (fig. 2 et 3 Pl. XLVIII), le cortex capsulaire est lui aussi, dans les individus végétatifs, farci d'inclusions réfringentes, fusiformes, réparties en une couche régulière. Ces inclusions, qui ne sont pas sans rappeler celles qui s'individualisent lors de la sporogenèse, ne sont altérées ni par les alcools, ni par le toluène ou le xylol. Comme nous ne savons pas si elles réduisent l'acide osmique, nous mentionnerons seulement leur analogie possible avec les inclusions corticales de *Cenosphaera*.

Les sphérules albuminoïdes à concrétion interne se rencontrent chez quelques Centroaxoplastidiés seulement. Légèrement colorées en jaunâtre sur le vivant, elles apparaissent sur les coupes, sous forme de vacuoles claires dont le centre est occupé par une petite sphérule éosinophile ou par un cristal échinoïde. Elles sont évidemment à identifier aux *Eiweisskugeln* des Collodaires (1), mais nous ignorons tout de leur nature chimique. La plupart des autres Centro- et Périaxoplastidiés possèdent dans leur endoplasme, en place de ces sphérules, des inclusions cubiques, éosinophiles, bien caractéristiques. Celles-ci sont, soit uniformément réparties (*Hexacontium*, Pl. XXXIII fig. 4), soit plus généralement groupées autour du noyau. C'est chez les *Spongosphaera* (Pl. XXII fig. 9) ou les *Plegmosphaera* (Pl. X fig. 1 et 8), qu'elles sont les plus nettes à observer. Les plus petites d'entre elles (Pl. II fig. 1, 2, 3, 4) sont souvent les plus centrales — fait qui témoigne peut-être du rôle que joue le noyau dans leur élaboration. Nous ne pouvons apporter aucun renseignement sur la constitution chimique de ces enclaves.

V. L'ENDOPLASME DES ANAXOPLASTIDIÉS

Au seul examen de jeunes Anaxoplastidiés, on comprendrait mal que nous établissions une distinction entre l'endoplasme de ces Radiolaires et celui des Centroaxoplastidiés ou des Périaxoplastidiés. Il en va tout autrement lorsqu'on envisage la structure de la capsule centrale chez des formes adultes (Pl. IX fig. 11 et 12). Chez elles, en effet, s'impose le concept d'une dualité morphologique et physiologique de l'endoplasme. C'est sans arbitraire, en effet, qu'on peut distinguer dans la capsule une masse plasmatique générale, très vacuolaire, bourrée d'enclaves, d'un plasma noble, homogène, finement granuleux, disposé en colonnettes radiaires aboutissant aux plus grosses fusules de la capsule. Le plasma vacuolaire est l'homologue de l'endoplasme d'un Centroaxoplastidié tel que *Rhizosphaera* : vacuoles claires, sphérules albuminoïdes à concrétion interne et globules lipidiques se retrouvent en son sein, tassés les uns contre les autres. C'est à lui que semblent dévolues les fonctions proprement végétatives d'anabolisme et de catabolisme. Par l'intermédiaire de petites fusules, il se répand dans le calymma et se résout en une infinité de petits pseudopodes réticulés qui assurent la capture des proies et leur digestion.

Les colonnettes radiaires ou colonnettes axopodiales, d'inégale importance selon l'âge du Protiste, ramifiées ou non selon les cas, prennent insertion sur la membrane nucléaire

(1) Signalons que ces mêmes inclusions paraplasmiques existent aussi chez les Nassellaires, chez certains d'entre eux tout au moins (diverses espèces du genre *Cystidium* en particulier).

au niveau de papilles. Ce sont elles qui, filtrant au travers de fusules spécialisées, vont former, au-delà de la capsule centrale, de longs pseudopodes filiformes qui, nous le montrerons, sont homologues des axopodes des Centroaxoplastidiés. En aucun cas, leur plasma ne se mêle au plasma trophique environnant. Il coule en son sein, sans se mélanger à lui, tout comme un courant, de température et de salinité propres, conserve son autonomie au sein d'un océan. Le lecteur est prié de bien vouloir se reporter au paragraphe III du chapitre II sur les axopodes, pour trouver un complément à cette brève description.

VI. LE CHONDRIOME ET L'APPAREIL DE GOLGI

Ni chondriome, ni appareil de Golgi n'ont été jusqu'ici signalés chez les Sphaerellaires. Après simple fixation prolongée à l'acide osmique, ou après emploi des techniques de Hirschler nous avons été susceptibles de déceler dans le plasma de la capsule centrale d'espèces variées (*Rhizosphaera...*), des dictyosomes nombreux et bien caractérisés. Ces derniers sont uniformément répartis, mais plus abondants, semble-t-il, dans le plasma axoflagellaire lorsque celui-ci est présent.

Nous avons pu également mettre en évidence des dictyosomes chez un Nassellaire du genre *Cystidium* (Pl. XXIII fig. 5), et chez les Collodaires des genres *Thalassolampe*, *Thalassicolla* et *Thalassophysa*. Ces faits laissent penser que les dictyosomes sont très largement répandus chez les Radiolaires. Cette constatation ne manque pas d'intérêt puisqu'elle permet de déceler de nouvelles affinités entre ces Rhizoflagellés et les Péridiniens.

Nous n'avons pas observé jusqu'ici, en toute certitude, le chondriome. Seuls quelques granules fuchsinophiles, épars dans le plasma (*Rhizoplegma*), pourraient se rapporter à cette catégorie d'enclaves. Les mitochondries ont été vues en microscopie électronique chez les Phaesdariés (M. Enjumet).

VII. L'ERGASTOPLASME

A la périphérie du noyau de maints Radiolaires des genres *Plegmosphaera* et *Cenosphaera* en particulier (fig. 1, 2, 4 Pl. VII et fig. 2 Pl. X), s'observe un plasma spécial légèrement osmiophile, fait de lamelles basophiles concentriques plus ou moins lâchement imbriquées les unes dans les autres comme des pelures d'oignon. Les lamelles sont épaisses et d'aspect granuleux; bien souvent (fig. 4 Pl. VII) elles semblent faites de deux membranes nettement séparées par un espace clair. Il s'agit vraisemblablement de structures ergastoplasmiques comparables à celles que Garnier (1897) a décrites dans certaines cellules à forte activité sécrétrice. Pour le vérifier, nous comptons sous peu étudier ces structures à l'aide du microscope électronique. La recherche de l'ARN à leur niveau s'impose également.

CHAPITRE II

LES PSEUDOPODES ET LE COMPLEXE AXOPLASTIQUE

I. DONNÉES GÉNÉRALES SUR LE SYSTÈME PSEUDOPODIQUE DES SPHAERELLAIRES

Les Radiolaires, au sens strict du mot, étaient considérés jusqu'ici comme des Actinopodes (Rhizoflagellés à pseudopodes rayonnants) dépourvus d'axopodes. Par là même, un fossé important semblait séparer ces Protistes des Acanthaires d'une part, des Héliozoaires de l'autre. En fait, comme nous l'avons déjà annoncé dans une note préliminaire, il existe des axopodes chez tous les Sphaerellaires. Il y en a aussi, nous allons le montrer, chez les Nassellaires. Les Collodaires *(Thalassicolla nucleata)* et les Polycyttaires selon HOVASSE et BROWN en sont eux-mêmes pourvus. Ces axopodes coexistent d'ailleurs chez tous ces Protistes avec des pseudopodes d'un autre type. Il convient donc d'étudier ici le système pseudopodique des divers Sphaerellaires et de le comparer à celui des autres Radiolaires.

Lorsqu'on prélève dans le bocal à plancton, au retour des pêches, un Sphaerellaire, *Spongosphaera* par exemple, et qu'on le place en pleine eau, dans une salière, il n'est généralement pas possible d'observer les pseudopodes. Le Protiste semble réduit à sa capsule centrale noyée dans la gelée. Contre la membrane capsulaire se pressent les boulettes du phaeodium mélangées aux grains de pigments. Ici ou là, s'observent quelques sphérules de sarcode mais, de couche ectoplasmique proprement dite, il n'en existe point. Ballotté par les secousses au cours du transport, l'animalcule est tout entier rétracté dans sa « coquille », entendons la capsule centrale. Laissé au repos dans des conditions de température convenables, il ne tarde pas à s'épanouir. Au travers de la membrane capsulaire, exsude lentement un plasma hyalin, dépourvu d'inclusions, tout au plus parsemé de petits granules. Une couche ectoplasmique, la Sarcode Matrix, comme disent les classiques, s'individualise, puis s'étend progressivement entraînant avec elle, les décollant pour ainsi dire de la membrane capsulaire, les sphérules pigmentaires. Au cours de son expansion (fig. 1 Pl. XXI), le flot plasmatique se digite, se déchiquette sur ses bords en une myriade de prolongements acuminés, fins, irrégulièrement anastomosés à leur base : ce sont les filopodes qui se développent. Ils représentent de simples expansions plasmatiques, plus ou moins allongées, anastomosables. Une proie une fois capturée, ils fusionnent localement entre eux pour former une nappe continue au sein de laquelle s'effectue la digestion. Tandis que s'allongent les filopodes, voici que surgissent des plus grosses fusules de la membrane capsulaire, de puissantes baguettes qui ont tôt fait de traverser la couche sarcodique périphérique non sans s'être, au préalable, recouvertes d'une pellicule plasmatique délicate. Ce sont les axopodes qui rayonnant bientôt autour de la capsule centrale, comme autant de longues et fines aiguilles rigides, vont conférer

au Radiolaire sa physionomie caractéristique (fig. 4 Pl. XXII). Au maximum de leur extension, les axopodes dépassent en longueur le diamètre de la capsule centrale. Mais observons de plus près le Protiste en le transportant avec soin sous le microscope en lame creuse. Il est aisé, dans ces conditions, de voir que les spicules radiaires sont tous entourés d'une gaine ectoplasmique (Pl. LVIII fig. 5) qui se prolonge loin au-delà de la baguette siliceuse, sous forme d'un très long filament, d'un très long pseudopode (sa longueur totale fait au moins quatre fois celle des axopodes normaux). Il est plus. D'un point privilégié de la membrane capsulaire, naît une sorte de puissant flagelle ou d'énorme pseudopode, très long, très souple et qui, au cours de ses lentes ondulations, semble explorer le milieu extérieur : c'est l'axoflagelle. Qu'on vienne à frapper de petits coups sur la platine du microscope, aussitôt axopodes et axoflagelle se flétrissent, se collent les uns aux autres et se rétractent. Mais si, laissé au repos, le Protiste, de ses pseudopodes touche le substrat, alors on le voit se déplacer à l'aide de ses axopodes tout comme un oursin sur ses pieds ambulacraires.

Examinons encore de plus près ces axopodes, à l'immersion 1/10e par exemple. Leur axe apparaît matérialisé par une sorte de fine baguette le long de laquelle coule lentement un plasma clair entraînant dans sa course de petits granules. C'est le « Körnschenströmung » déjà observé maintes fois chez tant de Rhizoflagellés. Pareilles observations peuvent être renouvelées avec le même succès en s'adressant à d'autres Sphaerellaires. On arrive ainsi à la conviction que le système pseudopodique chez ces Radiolaires comprend deux, voire trois éléments distincts, les axopodes, les filopodes et occasionnellement l'axoflagelle. Les axopodes sont, on le sait, des pseudopodes, longs, ténus et rigides, faits d'un filament axial que revêt une gaine ectoplasmique. Chez les Héliozoaires, il arrive que ces filaments axiaux se terminent librement à la limite de l'endoplasme *(Actinosphaerium)*. Plus généralement ils s'attachent par leur base à la membrane nucléaire *(Actinophrys, Camptonema)* ou bien convergent tous sur un gros corpuscule central, indépendant du noyau, le centroplaste ou axoplaste *(Wagnerella borealis, Oxnerella maritima, Actinolophus...)*.

Chez les Sphaeroïdés, seules semble-t-il les deux dernières éventualités se rencontrent. Nous les envisagerons successivement.

II. LE SYSTÈME AXOPLASTIQUE DES CENTRO- ET DES PÉRIAXOPLASTIDIÉS

a) L'axoplaste.

L'axoplaste, primitivement situé dans l'endoplasme comme chez les Héliozoaires, est plus généralement juxtanucléaire ou centronucléaire. La série évolutive (fig. 1) jalonnée par les genres *Arachnostylus*, *Excentroconcha*, *Heliaster*, *Cenosphaera*, *Stigmosphaera*, *Rhizosphaera*, permet d'apprécier la façon dont cet organite s'est trouvé peu à peu incorporé au noyau. Le processus en apparaît très simple lorsqu'on sait que, chez *Arachnostylus* et *Excentroconcha*, le noyau dans l'individu végétatif a la forme d'une tranche d'orange dans la concavité de laquelle loge l'axoplaste. Il suffit d'imaginer que, dans les autres Sphaeroïdés, le noyau, tout d'abord, morphologiquement semblable à celui d'*Arachnostylus*, s'est hypertrophié de façon à ce que ses cornes viennent enclore progressivement l'axoplaste. L'ontogenèse du complexe axoplaste-noyau chez un Centroaxoplastidié doit être une véritable récapitulation des diverses étapes de la phylogenèse telles qu'elles peuvent être retracées d'après l'étude des divers genres de Périaxoplastidiés. Le fait reste toutefois à observer. En effet, si jeunes

qu'ils aient été, les Centroaxoplastidiés que nous avons observés présentaient déjà un axoplaste intranucléaire.

Deux conclusions importantes découlent de ces faits. La première rend manifeste tout l'arbitraire de nos classifications et la fragilité des critères sur lesquels repose la distinction entre Péri- et Centroaxoplastidiés. Des formes intermédiaires établissent certainement la transition entre ces deux groupes de Sphaeroïdés. Il est bon cependant, à notre avis, de maintenir ces derniers, ne serait-ce que par commodité. Au surplus, les caractères tirés du squelette, de la morphologie de la capsule centrale ou du noyau, nous autorisent à conserver une telle catégorisation. La seconde conclusion qu'il faille accepter c'est que, chez les Centroaxoplastidiés, en dépit des apparences, si étroites que soient devenues les relations entre noyau et axoplaste, ce dernier reste un organite endoplasmatique. Autour de lui persiste, bien souvent, une plage plus ou moins étendue de plasma et, à son contact, le noyau conserve sa membrane nucléaire. C'est cette plage plasmatique qui autour de l'axoplaste, chez *Rhizosphaera* (fig. 1 et 3 Pl. V) par exemple, limite parfois une petite sphère achromatique, analogue à celle que maints auteurs ont décrite autour de l'axoplaste de divers Héliozoaires. C'est elle qui, chez *Cenosphaera reticulata*, s'étend de part et d'autre de la lentille axoplastique de façon à dessiner une sorte de nœud papillon fait de plasma granuleux et lui-même entouré d'une zone achromatique (fig. 9, 11, 14 Pl. III).

L'emprisonnement de l'axoplaste, au sein du noyau, n'est pas sans retentir sur la morphologie de ce dernier qui se voit perforé d'une multitude de petits canalicules dans lesquels s'engagent les axopodes. Il en résulte une véritable coaptation à l'échelle cellulaire. Le fait mérite d'être souligné car de telles coaptations n'ont été que rarement signalées (1). Il est d'ailleurs des plus évidents, chez *Arachnostylus* et *Excentroconcha*, dont l'axoplaste, bien qu'encore franchement extranucléaire, envoie de multiples axopodes au travers du noyau qui le surplombe (fig. 7 et 8 Pl. I).

L'axoplaste revêt d'un genre à l'autre les aspects les plus divers. Il est tantôt sphérique (*Rhizosphaera*, *Actinosphaera*, fig. 1 à 7 Pl. V), ou hémisphérique (*Stigmosphaera*, fig. 2 Pl. II), tantôt lenticulaire biconcave (*Cenosphaera reticulata*, fig. 3, 4, 5 Pl. XXXI), ou étiré en languette (*Cenosphaera tenerrima*, fig. 2 Pl. XXXII). Dans bien des cas aussi, sa forme est irrégulière (nombreux *Plegmosphaera*, fig. 5 et 7 Pl. VIII). Sa taille également est variable; relativement peu développé, dans des formes telles que *Spongosphaera polyacantha* (fig. 1 Pl. XXIII), il est au contraire très volumineux (fig. 5 et 6 Pl. II) chez la plupart des Périaxoplastidiés. Nous ne devons pas l'interpréter comme un simple corpuscule sur lequel viendraient prendre insertion les axopodes. Un tel concept est faux. L'axoplaste, selon nous, représente la substance fondamentale aux dépens de laquelle naissent toutes les baguettes axopodiques. On se convaincra du fait en observant par exemple *Cenosphaera tenerrima*, chez qui l'axoplaste est une sorte de tige tourmentée (fig. 1 Pl. I), épaisse, creuse, aux bords laciniés, digités en nombreux faisceaux qui, après s'être ramifiés (fig. 5 Pl. XXII), deviennent autant de baguettes axopodiales. Un tel complexe axoplastique n'est pas sans présenter, au moins superficiellement, quelque analogie avec les lames sous-flagellaires (*Staurojoenina*), ou axostylaires (*Oxymonas* et formes voisines) de certains Flagellés termiticoles. Ailleurs, les baguettes axo-

(1) Récemment P. P. GRASSÉ, chez le Flagellé termiticole, *Pyrsonympha vertens*, a montré l'existence d'une véritable coaptation entre flagelle et gouttière cytoplasmique destinée à le recevoir.

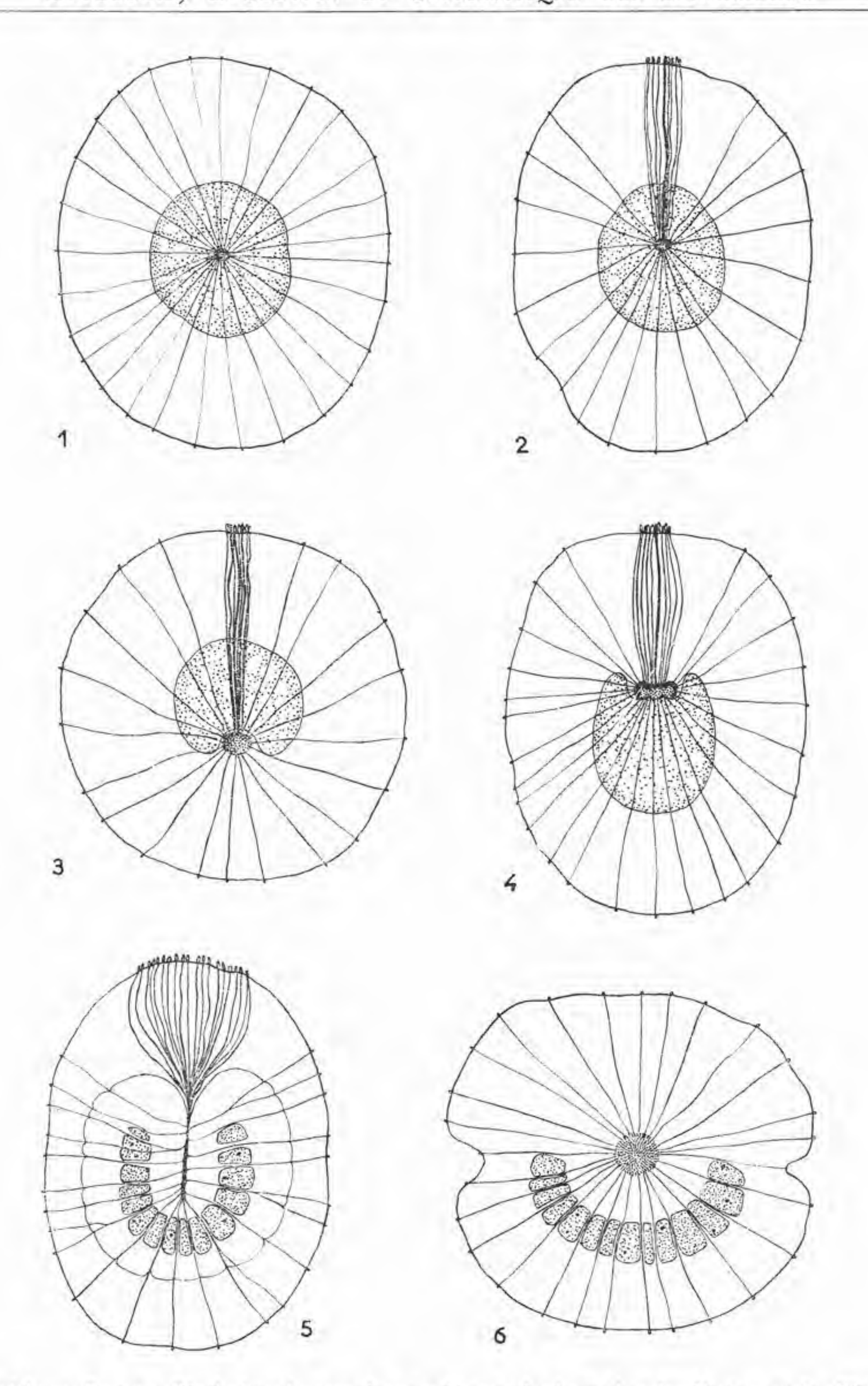


FIG. 1. — Schémas illustrant l'évolution du complexe nucléo-axoplastique chez les Centro- et les Périaxoplastidiés.

1. Centroaxoplastidié : *Rhizosphaera* - axoplaste occupant le centre du noyau. Pas de cytoplasme axoflagellaire.
2. Centroaxoplastidié : *Hexacontium* - axoplaste incorporé au noyau. Un cytoplasme axoflagellaire.
3. Périaxoplastidié : *Stigmosphaera* - axoplaste juxtanucléaire. Cytoplasme axoflagellaire traversant le noyau.
4. Périaxoplastidié : *Cenosphaera reticulata* - axoplaste juxtanucléaire interposé entre le noyau et le cytoplasme axoflagellaire.
5. Périaxoplastidié : *Cenosphaera tenerrima* - mêmes relations nucléo-axoplastiques que chez *C. reticulata* mais axoplaste en languette logé dans la concavité de la calotte nucléaire.
6. Périaxoplastidié : *Excentroconcha* ou *Arachnostylus* - axoplaste indépendant du noyau. Pas de cytoplasme axoflagellaire.

podiales ne sont point ramifiées. Elles se détachent alors de l'axoplaste soit isolément, soit, mais plus rarement (*Excentroconcha*, fig. 8 et 9 Pl. I), par faisceaux de huit à dix.

L'axoplaste, observé sur le vif, est assez réfringent. Après fixation, sur coupes, sa structure est généralement homogène; dans certains cas cependant (*Rhizosphaera*, fig. 2 et 3 Pl. V), sa région centrale est différemment colorable (éosinophile par exemple, tandis que le cortex est cyanophile). Fréquemment aussi l'axoplaste se creuse d'une grosse vacuole qui ne laisse subsister qu'un cortex fibreux, délicat, et un corpuscule central (*Plegmosphaera*, fig. 1 et 7 Pl. VIII ; *Arachnostylus*, fig. 5 Pl. XIX).

b) Axoplaste et centrosome.

A la suite des recherches de SCHAUDINN (1896) sur *Acanthocystis*, on a admis pendant longtemps que le centroplaste, outre son rôle formateur des axopodes, avait celui d'un centrosome. Une telle interprétation, adoptée d'ailleurs par ZUELZER (1909) pour *Wagnerella*, par DOBELL (1917) pour *Oxnerella*, enfin par VILLENEUVE (1937) pour *Cienkowskya*, se basait sur la structure même du centroplaste et sur son comportement à la mitose. Le centroplaste, en effet, contient en son centre un corpuscule sidérophile; à la division, par ailleurs, il se place aux pôles de la figure mitotique. A la suite des travaux de STERN (1924), toutefois, ce point de vue n'est plus adopté, l'auteur ayant montré que la figure fusoriale chez *Acanthocystis aculeata* était susceptible de se former sans qu'interviennent directement ou indirectement les centroplastes. Des divisions multiples du noyau peuvent même se dérouler sans que les corps axoplastiques aient à jouer le moindre rôle. L'opinion de BĚLAŘ (1926), à ce sujet, est d'ailleurs catégorique : les centroplastes, selon cet auteur, malgré leur grain central, malgré leur possibilité de reproduction par bipartition, et en dépit des pseudo-raies astrales qui en partent, ne sont pas des centrosomes car il leur manque une propriété essentielle, celle d'édifier le fuseau de division. Si les centroplastes, à la mitose, occupent les pôles du fuseau, il s'agit là d'une condition secondaire. Les centroplastes sont de simples organites cellulaires doués de continuité génétique (?) au même titre que des plastes.

Chez les Sphaeroïdés, l'axoplaste non plus n'a pas valeur de centrosome. Il coexiste d'ailleurs avec un centrosome, toujours intranucléaire. A la sporogenèse, l'axoplaste se lyse, tandis que, au contraire, devient évident le centrosome (1) sur lequel, par leurs centromères, se groupent les éléments chromatiques. Comment s'individualise l'axoplaste dans le jeune Protiste issu de la spore ou du zygote ? Nous l'ignorons. Il est à penser qu'il naît de novo (?), peut-être sous l'induction du centrosome qui baigne alors dans le cytoplasme (2), le noyau n'ayant pas encore, à ce stade, de membrane nucléaire.

c) Structure des axopodes (Pl. V, fig. 1 à 7 et Pl. XIX, fig. 4).

La structure intime des axopodes reste discutée. Elle a fait l'objet chez l'Héliozoaire *Actinosphaerium eichhorni*, en particulier, d'intéressantes observations de la part de DOFLEIN (1916), ROSKIN (1925), RUMJANTZEW et WERMEL (1925). Selon DOFLEIN, le filament axial (stéréoplasme) résulte de la juxtaposition en un faisceau compact de fibrilles ténues. Le plasma périphérique (rhéoplasme) est optiquement vide. Le phénomène du

(1) Autant que nous sachions, le centrosome n'est pas inclus à l'intercinèse dans l'axoplaste.

(2) Chez *Diplomorpha mutans* GRÜBER, on observe un noyau réniforme dans la concavité duquel se voit un granule jouant à la fois le rôle de blépharoplaste, de centrosome et de point d'origine des filaments axiaux des axopodes. Cette situation qui paraît primitive laisse penser que l'axoplaste, chez les Héliozoaires et les Radiolaires, a pu primitivement se différencier aux dépens du complexe centrosomien.

Körnschenströmung permet d'apprécier ses lents déplacements. L'axe du pseudopode, selon Roskin, est au contraire un tube à paroi fibrillaire et dont la lumière contient un plasma particulier contractile, le kinoplasme. Pour Rumjantzew et Wermel enfin, sa structure varie de la base à l'apex. A la base, il est compact; puis il se décompose en fibrilles délimitant un tube; dans sa partie terminale, enfin, il est fait de fibrilles réunies en faisceaux. Wohlfarth-Bottermann K. E. et Krüger F. (1954) ont fait l'étude au microscope électronique des axopodes d'*Actinophrys sol*. Pour eux, le stéréoplasme est fait de fibrilles relativement courtes, partiellement alignées et lâchement assemblées. Le rhéoplasme, par ailleurs, contient des particules dont le diamètre varie de 0,1 à 0,4 μ.

Chez tous les Péri- et les Centroaxoplastidiés, le cortex rhéoplasmique des axopodes est fourni par l'ectoplasme péricapsulaire, la baguette stéréoplasmique axiale par l'axoplaste. Cette baguette, creuse parfois, a un diamètre assez uniforme mais s'amenuise cependant d'une façon notable au voisinage du centre cellulaire; une membrane ténue, anhyste (1), vraisemblablement élastique, la limite et lui constitue une sorte de gaine hyaline. Sous l'action des fixateurs, le stéréoplasme se contracte énergiquement; il se retire alors des segments distaux de la gaine (Pl. XXVI fig. 4 et Pl. I fig. 1, *Spongosphaera*), et s'accumule dans les segments proximaux de cette dernière sous forme de petits disques empilés qui ne sont pas sans rappeler ceux d'une fibre musculaire striée. En d'autres termes, les axopodes des Péri- et des Centroaxoplastidiés ont une structure assez semblable à celle que Roskin leur reconnaît chez les Héliozoaires.

d) Cytoplasme axoflagellaire.

Nous avons indiqué précédemment que certains Péri- et Centroaxoplastidiés présentaient un pseudopode privilégié, puissant, très long et animé de mouvements très lents. Nous lui avons réservé le nom d'axoflagelle, terme déjà employé par nos devanciers pour désigner une formation analogue reconnue chez divers Discoïdés (Pl. XXI fig. 2) et en particulier chez ceux du genre *Euchitonia* (Haeckel, 1872, et Hertwig, 1879). L'examen de cet axoflagelle montre à l'évidence qu'il résulte de l'union de plusieurs axopodes (2) (Pl. XXI fig. 2 et Pl. XXII fig. 3). Fait remarquable, ceux-ci correspondent dans la capsule centrale à un faisceau dense de fibrilles baignant au sein d'un plasma particulier, le plasma axoflagellaire (3). Ce dernier, tout comme celui des colonnettes axopodiales des Anaxoplastidiés, est dense, fortement sidérophile et jouit, en quelque sorte, d'une autonomie vis-à-vis du plasma environnant. Il prend part à la formation d'un fuseau, inégalement renflé selon les cas, qui s'étend de l'axoplaste à la membrane capsulaire. C'est au point où il touche cette dernière, que se pressent, les unes contre les autres, les fusules hypertrophiées dont il a été fait mention précédemment. Il est parcouru par de nombreuses fibrilles issues de l'axoplaste et par des baguettes axopodiales dont quelques-unes, d'une taille inhabituelle, laissent voir sans mal la structure tubuleuse. Il va sans dire que ce sont ces dernières qui aboutissent aux fusules les plus grosses (Pl. I fig. 1, 2 et 3; Pl. II fig. 5, 6 et 7; Pl. XXXII fig. 1 et 2).

---

(1) Les techniques d'imprégnation argentique (Bielschovsky-Golgi-Ramon y Cajal) préconisées pour la mise en évidence des fibrilles n'ont pas été utilisées dans nos recherches concernant la structure de la gaine des axopodes.

(2) Les axopodes, même chez les Héliozoaires, sont susceptibles, à l'occasion, de s'anastomoser (fusion des couches rhéoplasmiques). Nous l'avons observé très nettement chez *Actinosphaerium*.

(3) Depuis la rédaction de ce mémoire, nous avons observé que le « plasma axoflagellaire » est découpé en nombreuses colonnettes plasmatiques juxtaposées, logeant chacune une baguette stéréoplasmatique. Ces colonnettes sont comparables à celles qui constituent le système axopodique des Anaxoplastidiés.

Axoplaste, noyau et cytoplasme axoflagellaire présentent entre eux, selon les cas, des rapports qui varient. Le plus souvent, l'axoplaste est interposé entre le noyau et le cytoplasme axoflagellaire *(Cenosphaera, Heliaster)*. Mais parfois le cytoplasme axoflagellaire traverse de part en part le noyau tout comme une simple baguette axopodiale *(Stigmosphaera)*. Quelle que soit la disposition observée, il va sans dire que la symétrie homaxone du Radiolaire se trouve modifiée par une symétrie radiaire. Pour des descriptions plus précises du complexe axoflagellaire et du noyau, nous renvoyons le lecteur à la partie systématique de ce travail. Nous signalerons cependant ici qu'exceptionnellement, chez *Spongosphaera streptacantha*, et les Discoïdes du genre *Dictyocoryne*, s'observe un cytoplasme axoflagellaire fonctionnel en l'absence de tout axoplaste morphologiquement individualisé (Pl. IX fig. 9 et Pl. XXII fig. 9).

Quelle signification attribuer au complexe axoflagellaire? Nous croyons pouvoir l'homologuer, sans grande chance d'erreurs, au faisceau d'axopodes qui, chez certains Héliozoaires et Acanthaires, sessiles et pourvus d'un axoplaste central *(Wagnerella borealis* Mer., *Actinolophus pedunculatus* Sch., *Podactinelius sessilis* Sch.), pénètre plus ou moins profondément dans le pédoncule fixateur. Si notre interprétation est exacte, nous sommes en droit d'imaginer que certains Sphaerellaires ou bien sont fixés à un stade déterminé de leur évolution, ou bien, plus vraisemblablement, dérivent de formes ancestrales fixées.

III. LES AXOPODES CHEZ LES ANAXOPLASTIDIÉS

Chez les Anaxoplastidiés, l'axoplaste fait défaut; les axopodes eux-mêmes sont particuliers. D'une façon générale en effet leur rhéoplasme est de nature endoplasmatique, il forme des colonnettes radiaires, indépendantes, fixées par leur base sur la membrane nucléaire au niveau de papilles. Selon l'âge du Protiste, selon également l'espèce à laquelle il appartient, le développement de ces colonnettes varie. Dans les jeunes individus, elles se réduisent à de délicats filaments qui se perdent dans l'endoplasme; comme le noyau est généralement inclus (Macrosphaeridés) au sein d'une grosse vacuole, elles en imposent pour des filaments assurant la suspension de ce dernier (Pl. XI fig. 3, 4 et Pl. XXVI fig. 2). Dans les Prostistes de plus grande taille, elles sont massives et parfois fortement digitées. Si, chez un *Arachnosphaera* par exemple, on cherche à isoler le noyau, on entraîne avec lui, comme l'a déjà constaté HERTWIG, ces travées plasmatiques dont l'autonomie ne saurait donc être discutée. Sur le vif, il est possible, sous condition d'un éclairage favorable, de suivre l'extrusion de ces colonnettes plasmatiques au travers des fusules et d'assister à l'épanouissement des axopodes.

Les colonnettes axopodiales sont limitées par une « *membrane* » ténue, hyaline, élastique et déformable, grâce à laquelle tout mélange entre endoplasme trophique et cytoplasme axopodique est rendu impossible. Il s'agit sans doute d'une membrane à caractère temporaire, prenant naissance à la limite de deux phases plasmatiques distinctes. L'existence de cette membrane est néanmoins prouvée par la microdissection. Chez les jeunes Macrosphaerides *(Arachnosphaera)* les colonnettes sont très grêles et pauvres en plasma. Ce sont des sortes de tubes capillaires terminés en cul-de-sac dans l'endoplasme. A leur intérieur (Pl. IX fig. 12), enroulé en spirale, se voit un filament des plus grêles, sidérophile : le filament rhéoplasmique axial, appliqué au côté interne de la membrane. Dans les Diplosphaeridés plus âgés, les colonnettes sont puissantes (1), mais varient de diamètre de leur base à l'apex,

(1) Dans certains *Arachnosphaera* (Pl. XXIX fig. 1) les colonnettes axopodiales offrent un développement inaccoutumé. Chacune d'elles, sur coupe transversale, nous a paru contenir, non pas un, mais plusieurs filaments axiaux indépendants les uns des autres.

présentant parfois même des régions presque filiformes. D'une façon constante, d'ailleurs, elles se réduisent à leur gaine membraneuse et au filament axial dans la région qui avoisine les papilles nucléaires sur lesquelles elles viennent prendre attache. C'est également la même structure qu'elles offrent dans leurs portions médianes étranglées. Ailleurs, elles se gonflent d'un plasma dense, homogène, finement granuleux, sidérophile. A ce niveau, le filament axial décrit une large spirale très serrée. On a très nettement l'impression que de telles structures sont imprimées à la colonnette lors de sa brusque rétraction, au moment de la fixation. Les papilles nucléaires dont la morphologie varie, comme nous le verrons, d'un genre à l'autre, sont creuses. Grande a été notre surprise de constater que le filament axial, loin de s'arrêter sur la membrane nucléaire, pénétrait au travers du canal creusé dans chaque papille et venait se perdre au sein des filaments chromonématiques. Existerait-il dans le noyau, mêlé aux éléments nobles de ce dernier, un système fibrillaire dont dépendraient les axopodes ? Pour tout anormal qu'il soit, le fait est possible. Nous le discuterons dans un prochain chapitre.

Chez les Centrocubidés, *Octodendron* et *Centrocubus* (Pl. IX fig. 7 et Pl. XXVI fig. 3), l'axe stéréoplasmique des axopodes rappelle celui des Centro- ou des Périaxoplastidiés. Contrairement à celui des Macrosphaeridés, il est fait d'une tigelle conique, creuse, fortement sidérophile, qui gagne le noyau en s'amenuisant progressivement jusqu'à ne devenir qu'un simple filament ténu. Nous ne pouvons affirmer que ce filament s'attache aux papilles de la membrane nucléaire, les colonnettes étant toujours disjointes du noyau sur nos préparations. Il s'agit là vraisemblablement d'un artefact. Le noyau des *Centrocubidae*, cependant, semble enfermé dans une sorte de délicate capsule et il se pourrait que ce soit sur elle que viennent prendre appui les tigelles des axopodes.

Ainsi, chez les Anaxoplastidiés, les axopodes présentent une structure identique dans leur position extra- et intracapsulaire. Leur rhéoplasme est emprunté au plasma de la colonnette radiaire et non à la couche sarcodique périphérique. Ils diffèrent donc sensiblement des axopodes des Péri- et des Centroaxoplastidiés. Leur axe stéréoplasmique est fait soit d'une baguette rigide creuse, soit d'une ou de plusieurs fibrilles enroulées hélicoïdalement.

Le rôle des axopodes reste mal connu. Peut-être, outre leur rôle tactile, contribuent-ils à assurer la flottaison du Protiste.

IV. REMARQUES SUR LE SYSTÈME AXOPODIQUE DES ACANTHAIRES ET DES NASSELLAIRES

Seule, chez les Acanthaires, l'origine des axopodes retiendra ici notre attention. On indique classiquement qu'ils proviennent de l'intérieur du corps plasmatique et qu'ils naissent au voisinage de la rosette spiculaire centrale. Nous sommes en mesure, au moins pour quelques cas particuliers, de préciser ces données (1). Il existe, chez de nombreux Acanthaires, un axoplaste central, sidérophile, dont dépendent les axopodes (Pl. IX fig. 4, 5 et 6). Dans bien des cas, cet axoplaste se résorbe, partiellement tout au moins, au profit des éléments squelettiques. Dans d'autres cependant, il conserve son individualité comme en témoignent les figures de la planche IX. Fait intéressant à souligner, les axopodes après fixation sont d'autant

(1) Il est évident que le corps central chromatique décrit par SCHRÖDER (1907) chez *Podactinelius sessilis*, a valeur d'un axoplaste.

plus facilement observables sur les coupes que l'axoplaste est plus réduit. Lorsque cet organite est très apparent, on a l'impression qu'à la mort du Protiste, les axopodes viennent se confondre avec lui.

Chez les Nassellaires, les auteurs semblent n'avoir observé jusqu'ici que des pseudopodes réticulés. En fait, ces derniers sont les plus apparents. Le plasma qui exsude des fusules se répand en effet en une nappe granuleuse qui se résout bientôt en un réticulum caractéristique pouvant entourer toute la capsule centrale (Pl. XXII fig. 1 et 2). Mais il existe aussi des axopodes très fins, plus délicats, et dont les filaments axiaux dépendent, comme chez les Sphaerellaires, d'un axoplaste; nous interprétons comme tels le podocône des auteurs classiques. Le système pseudopodique des Nassellaires rappelle donc de très près celui des Acanthaires.

Nous ferons connaître ultérieurement les dispositions variées sous lesquelles se présente le complexe axopodique chez les divers Nassellaires. Contentons-nous d'indiquer, pour le moment, que l'axoplaste reste le plus souvent, toujours peut-être, endoplasmatique. Chez *Litharachnium* (Pl. XXXVI fig. 2 et 3), il siège à l'extrémité du pédoncule de la capsule centrale qui est piriforme; chez *Eucyrtidium* (Pl. XXXVI fig. 1), il loge entre les lobes du noyau. Il est anténucléaire ou flanque un côté du noyau chez les *Cystidium* (Pl. XXXVII fig. 1).

CHAPITRE III

LE NOYAU DU TROPHOZOÏTE OU NOYAU PRIMAIRE

Le noyau primaire des Sphaerellaires est d'interprétation délicate. Nous n'en avons bien compris la morphologie et l'évolution qu'après une nouvelle étude de celui des Sphaerocollides. Nous commencerons donc par exposer les résultats auxquels nous ont conduits cette dernière.

A. LE NOYAU PRIMAIRE DES COLLODAIRES

I. STRUCTURE GÉNÉRALE DU NOYAU

Dans notre mémoire de 1953 sur les Sphaerocollides, nous avons déjà indiqué, dans ses grandes lignes, la constitution du noyau primaire dans les genres *Thalassicolla*, *Thalassophysa* et *Thalassolampe*. Nos descriptions, dans l'ensemble, restent valables. Certaines de nos interprétations par contre sont à reconsidérer (HOLLANDE et CACHON-ENJUMET 1959 *a* et *b*).

Le noyau primaire s'accroît, on le sait, durant toute la phase végétative du Radiolaire, et son diamètre devient parfois supérieur à 300 μ. Il est limité par une membrane épaisse qui souvent présente d'innombrables villosités (*Thalassicolla* et certains *Thalassoxanthium*, Pl. XXXVIII fig. 6), plus rarement des papilles (*Thalassolampe*). Les villosités, dont le nombre s'accroît en fonction du volume nucléaire, concourent vraisemblablement à augmenter les surfaces d'échange entre noyau et cytoplasme.

La vésicule nucléaire revêt des aspects qui varient selon l'espèce étudiée et qui, pour une même espèce, se modifient graduellement au cours de la croissance du Protiste. En donner une description est donc malaisé. Deux types de noyaux peuvent néanmoins être distingués; ils correspondent d'ailleurs l'un et l'autre à une même structure fondamentale.

Dans le premier type (*Bathysphaera*, *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum*, *Thalassophysa*, Pl. XVII fig. 2 et 4), la sphère nucléaire, durant toute la phase trophique du Protiste, reste uniformément et fortement chromatique. Des nucléoles sphéruleux en occupent la région corticale, formant parfois (*Thalassophysa*) de grosses hernies qui font saillie dans l'endoplasme. La chromaticité du noyau est déterminée par la présence de filaments sidérophiles, relativement épais, sinueux, pelotonnés et dont le nombre est d'autant plus élevé que le noyau est plus gros. Ces filaments baignent au sein d'un nucléoplasme clair, *astructuré*. Ils ne peuvent être correctement interprétés qu'après analyse des toutes premières phases de la sporogenèse. A cette période de la vie du Radiolaire, les filaments sidérophiles s'ordonnent en effet avec plus de netteté. On observe qu'ils sont groupés par 4 ou 8 et qu'ils forment un grand nombre de faisceaux qui s'irradient dans le noyau à partir de la région centrale.

En ce point aucune sphère archoplasmique n'est encore visible. Le terme de faisceau que nous employons, faute de mieux, est inexact. Chaque faisceau, en effet, ne résulte pas de l'assemblage de filaments disposés parallèlement les uns aux autres. Il est, bien au contraire, constitué de l'enroulement en une orthospirale lâche d'un plus ou moins grand nombre d'éléments torsadés deux à deux. Autrement dit, chaque faisceau représente un chromosome polytène et ses unités constitutives ont valeur de chromatide. On rend compte aisément de l'individualisation de tels chromosomes polytènes si l'on admet que, tout au long de la croissance du Protiste, un processus endomitotique amène le noyau initial à un degré de polyploïdie de plus en plus grand. Nous verrons qu'en fait, contrairement à ce que nous avons admis primitivement, les premières cinèses sporogoniques s'inscrivent bien dans un cycle de dépolyploïdisation. Les chromosomes polytènes étant longs et sinueux, il est fréquent que sur coupe on en observe des sections transversales ou obliques. Aussi a-t-on fréquemment l'impression que les filaments sidérophiles forment par places des pelotons plus ou moins intriqués.

Au deuxième type, appartiennent les noyaux des Thalassicolles, de certains *Thalassoxanthium* (*Th. spumidum*) et des *Thalassolampe*. Ils ont, soit des nucléoles rubannés, souvent fort longs, à position généralement corticale, soit des nucléoles sphéruleux (*Thalassolampe*), mais leur caractéristique essentielle réside dans le fait que certains tronçons seulement de leurs chromosomes sont hétérochromatiques et sidérophiles. Ces chromosomes, polytènes comme ceux que nous venons de décrire ci-dessus, sont en effet en majeure partie constitués de chromonemata très fins, faiblement éosinophiles, difficiles à observer en microscopie optique et dont la spiralisation confère à la masse nucléaire son aspect finement granuleux. Aussi en première analyse a-t-on l'impression que le noyau renferme un abondant nucléoplasme au sein duquel baigneraient, outre les cordons nucléoliens, de nombreux chromosomes pelotonnés, constituant chacun un petit îlot chromatique (Pl. XXVII fig. 1). Il n'en est rien : la continuité entre tronçons achromatiques et tronçons sidérophiles des chromosomes s'observe nettement sur les bonnes préparations. Par ailleurs l'identité de structure qu'offrent « pseudonucléoplasme » de Thalassicolle et masse fondamentale du noyau en présporogenèse de *Bathysphaera* (noyau achromatique très finement structuré, dérivé du noyau à nombreux filaments sidérophiles, épais) ne saurait être mise en doute. Il est plus, et ceci montre l'arbitraire de toutes nos systématisations, il arrive que le noyau des *Thalassicolles* présente, à un moment donné de son évolution, une morphologie très comparable à celle observée chez *Thalassophysa* et *Bathysphaera*.

En d'autres termes, en dépit des apparences, tous les noyaux végétatifs des Collodaires ont une structure fondamentale identique et sont faits de chromosomes polytènes s'irradiant du centre vers la périphérie du noyau. Toutefois, selon les espèces, les chromatides constitutives de ces chromosomes sont chromatiques en entier ou bien par places seulement.

II. REMARQUES SUR LA STRUCTURE DES CHROMOSOMES ET L'ENDOMITOSE CHEZ LES COLLODAIRES

1. Structure et cycle de spiralisation des chromosomes d'Holomastigotoïdes psammotermitidis.

Dans un travail actuellement en cours d'impression (P. P. Grassé et A. Hollande), nous avons cherché à préciser la structure du chromosome et son cycle de spiralisation chez

Holomastigotoïdes psammotermitidis, Flagellé symbiotique du *Psammotermes*. Certaines de nos observations méritent d'être très brièvement résumées; elles nous seront précieuses non seulement pour interpréter la morphologie du chromosome des Collodaires, mais aussi pour en mieux comprendre les modalités de multiplication par endomitose.

a. Le nombre chromosomique de base chez *Holomastigotoïdes* est deux; il correspond à une formule haploïde. Des *Holomastigotoïdes* polyploïdes, à 3, 4, 5, 7 et 8 chromosomes se rencontrent aussi fréquemment. Les chromosomes, quel qu'en soit le nombre, existent sous deux états : chromosome simple ou chromosome à double chromatide. Les chromosomes à simple chromatide en télophase ont des bras simples, enroulés en une spirale majeure; les chromosomes à double chromatide ont au contraire leurs bras faits de deux chromatides enroulées en orthospirale.

b. Le chromosome est constitué de trois éléments : chromonema, gaine et matrice. *a*) Le chromonema est un filament toujours très ténu, Feulgen positif, qui présente une double spiralisation propre : spiralisation inframineure et spiralisation mineure. La spirale inframineure ne s'observe que lorsque le chromosome est mince et fortement étiré. La spirale mineure au contraire se voit d'une façon constante. Elle doit sa permanence à la présence de la gaine. *b*) La gaine constitue un étui de 1 μ de diamètre contre la paroi interne de laquelle se moule la spire mineure (1). Elle est continue — aussi le chromosome ne présente-t-il pas — dans les conditions normales — de constriction primaire; ses parois sont élastiques et leur rétraction a pour corollaire un tassement passif des spires chromonématiques les unes contre les autres.

C'est l'enroulement hélicoïdal de la gaine qui détermine la spiralisation majeure du chromosome. Aucune substance particulière, aucune membrane n'assure la cohésion des tours de spires majeures; la spirale majeure, en conséquence, s'efface partiellement ou complètement lorsqu'on exerce des pressions ménagées sur le noyau placé entre lame et lamelle, dans un mélange de carmin acétique, de gélatine, de dextrose et de glycérine. *c*) La matrice est constituée par une substance ADN positive, qui enrobe le chromonema. Elle fait parfois défaut, apparemment du moins. En tout état de cause, on constate que le chromonema est d'autant plus mince que la matrice est moins abondante, et inversement. Bien que tous deux riches en ADN, matrice et chromonema n'ont peut-être pas la même nature histochimique.

c. Le clivage du chromosome en deux chromatides-filles se fait en deux temps, sans qu'il y ait d'élongation du chromosome. Dans un premier temps (fin d'anaphase), le chromonema se clive dans sa gaine; dans un second, les chromonemata s'entourent chacun d'une gaine de néoformation, sans que pour autant disparaisse la gaine originelle. Le nombre de tours de spires que décrivent, l'une autour de l'autre (relational coiling), les deux chromatides est inférieur à celui que présentaient primitivement les chromonemata. La torsion propre du chromonema s'exprime donc dans l'orthospirale des chromatides et non dans la spiralisation mineure (2). En début de métaphase, il y a rupture de la gaine chromoso-

(1) Le chromonema enroulé en spire mineure est comparable, en apparence du moins, à un ressort à boudin dont les tours de spires sont plus ou moins serrées selon les cas.

(2) En d'autres termes, le filament chromonématique se comporte à l'intérieur de sa gaine, comme un fil qui se love lorsqu'on le fait pénétrer dans la lumière d'un tube moins long que lui. C'est pourquoi nous avons dit précédemment que le chromonema n'était pas en tous points comparable à un ressort à boudin.

mique commune, détente et étirement des chromatides et enfin division des centromères. Tandis que les centromères-fils gagnent peu à peu les pôles du fuseau, les chromatides s'enroulent à nouveau pour leur propre compte en une spirale majeure, ce qui a pour effet de supprimer le coiling qui les unissait, et de les séparer. La ségrégation des deux lots chromatidiens est, par la suite, assurée par le seul jeu du fuseau qui s'allonge.

d. Le chromosome à double chromatide, à l'anaphase, a deux bras indépendants, faits chacun de deux demi-chromatides enroulées en orthospirale (= relational coiling). Une gaine commune revêt le chromosome. Le clivage chromatidien se déroule selon les modalités décrites ci-dessus. Après division, chaque bras est donc fait de *l'enroulement* orthospiral de deux demi-chromatides enroulées l'une autour de l'autre. Naissent ainsi des chromosomes géants, *polytènes.* Lorsque le fuseau arrive contre le noyau, il y a rupture de la gaine chromosomique périphérique, détente, puis étirement des complexes chromatidiens, enfin *simple dédoublement du centromère.* Les chromatides qui se ségrègent sont donc elles-mêmes faites de deux demi-chromatides. La perte du relational coiling unissant les complexes chromatidiens reste difficile à expliquer, car, à l'anaphase, les chromatides subissent une simple rétraction et ne s'enroulent pas en une spire majeure.

f) Dans le cycle des chromosomes à une seule chromatide, il n'y a qu'une seule génération de coiling. Dans celui des chromosomes à double chromatide, il y en a deux qui se chevauchent; le coiling des chromatides individualisées à la prophase de la mitose I ne s'efface en effet qu'à l'anaphase de la mitose II.

g) Une asynchronie s'observe fréquemment entre la période de formation du fuseau et celle où se clivent les chromatides. Elle rend compte des faits de polyploïdie et également de la formation des chromosomes à double chromatide à partir de chromosomes à simple chromatide.

2. Structure et cycle de spiralisation des chromosomes chez les Collodaires.

Compte tenu de ces données, cherchons maintenant à préciser, chez les Collodaires, la structure du chromosome et à rendre compte des variations intéressant cet élément, tout au long de la reproduction isosporogénétique. A un stade précoce de cette dernière, lorsque le noyau primaire est homogène, les chromatides des divers chromosomes polytènes sont très longues (1) et des plus ténues (0,1 à 0,2 μ). Elles sont réduites à un chromonema apparemment constitué par la juxtaposition de minuscules granules. Plus tard, tandis qu'elles se ségrègent, les chromatides s'épaississent : une substance matricielle les enrobe et masque leur infrastructure; puis elles se raccourcissent et se spiralisent. La spiralisation est des plus nettes dans les noyaux secondaires en voie de multiplication, elle s'estompe peu à peu dans ceux des spores où les chromosomes sont fortement contractés.

Lorsqu'aux dépens d'une spore (ou d'un zygote ?) naît un nouveau trophozoïte, les chromosomes se déspiralisent progressivement et s'allongent à nouveau. Dans certains cas, il y a simple amenuisement, dans d'autres, disparition de la matrice et mise à nu de l'élément chromonématique, sur de longs segments tout au moins. Selon l'une ou l'autre de ces

(1) Leur longueur théorique minima correspond au rayon du noyau. Leur longueur réelle est certainement beaucoup plus grande (voisine de 600 à 1.000 μ), mais on ne peut la préciser car, sur coupes, il y a impossibilité matérielle à suivre une même chromatide depuis le centromère jusqu'à son extrémité libre.

deux éventualités, commence à se former soit un noyau végétatif du type *Thalassicolla*, soit un noyau du type *Bathysphaera*.

Durant toute la phase trophique du Radiolaire, le noyau primaire ne subit pas de bipartition. Il augmente de volume et devient le siège d'endomitoses qui aboutissent à l'individualisation de chromosomes polytènes.

Si nous tentons d'homologuer les structures chromosomiques observées chez *Holomastigotoïdes* et chez les Collodaires, deux interprétations sont également plausibles.

Dans la première, nous pouvons considérer que les chromonemata conservent, durant tout le cycle endomitotique, une spiralisation mineure; ce serait cette dernière qui leur conférerait un aspect granuleux. La spiralisation des chromosomes dans les noyaux secondaires serait alors une spiralisation majeure. La permanence d'une gaine chromosomique, bien que non démontrée, rendrait compte de la persistance de la spirale mineure.

Dans la seconde interprétation, il est plausible d'admettre, au contraire, que les chromosomes des Collodaires sont, à une phase au moins de leur cycle, dépourvus de gaine; les chromonemata dans un noyau homogène présenteraient uniquement une spiralisation inframineure. Après dépôt de la matrice, et constitution (?) d'une gaine, il y aurait parallèlement formation d'une spirale mineure et raccourcissement du chromosome. Ce dernier enfin tendrait vers une longueur minima en s'enroulant en une spirale majeure. En faveur de cette seconde manière de voir, plaide, il va de soi, la parfaite identité de structure des filaments chromonématiques des *Holomastigotoïdes* et des Collodaires. Nous la faisons nôtre, en dépit du fait que deux spiralisations seulement (l'inframineure et la majeure) soient visibles dans le chromosome des Collodaires. Sans postuler l'existence d'une spirale mineure, on s'explique en effet difficilement que le chromosome en fin d'évolution présente seulement 15 ou 20 tours de spire lâche, alors que le chromonema initial dépasse 600 μ de long. Sans doute le chromonema peut-il présenter des variations de longueur, indépendantes de toute spiralisation (le fait est admis par P. P. Grassé et Nina Carasso dans le cas des spermatides d'*Helix pomatia*). Sans doute aussi l'enroulement en spirale majeure n'est-il pas caractéristique de tous les chromosomes. Il ne s'observe chez *Tradescantia virginiana* (et de nombreuses autres Phanérogames) qu'à certains stades de la méïose (1). Il manque, d'une façon générale, dans les chromosomes des Péridiniens et des Radiolaires Phaeodariés (*Aulacantha*). Ces faits nous sont bien connus puisqu'ils ont été observés par nous-mêmes. Nous continuons néanmoins à croire que les chromosomes des Collodaires, dans les noyaux secondaires ou ceux des spores, présentent trois spiralisations successives. Des observations au microscope électronique, actuellement en cours, permettront, nous l'espérons, d'apprécier le bien ou le mal-fondé de cette interprétation.

3. L'endomitose et l'individualisation des chromosomes polytènes. La ségrégation des chromatides au cours des premières cinèses sporogoniques.

L'endomitose, qui a pour conséquence la polyploïdisation du noyau, représente un processus d'une grande généralité. Elle consiste dans la multiplication des chromosomes en l'absence de divisions nucléaires et sans que s'individualise de fuseau. C'est principalement chez les Hétéroptères (Geitler 1938-39-41), les Mollusques (*Limax*, *Goniodiscus*,

(1) Un chromosome mitotique de *Tradescantia* présente simplement, nous le montrerons, une spirale inframineure et une spirale mineure.

Oxychilus HEITZ 1944), les Collemboles, les Diptères (glandes salivaires : FROLOWA 1945), les Crustacés Isopodes (école de MONTALENTI, HOLLANDE et BIJAOUI, observations inédites), et certains Infusoires (GRELL 1950) qu'elle est la mieux connue. Elle se traduit sur le plan cytologique par d'importantes modifications des chromosomes. Ceux-ci parcourent, en particulier, le même cycle de spiralisation que durant une mitose normale. A l'endoprophase, les chromosomes s'individualisent, puis, ils se raccourcissent, s'épaississent et se clivent longitudinalement à l'endométaphase. Lors de l'endoanaphase, les chromatides s'écartent légèrement et s'estompent rapidement. C'est l'endotélophase que suit de près la phase de repos nucléaire. A l'intercinèse, les chromatides se séparent ou non selon les cas. La principale différence entre endomitose et mitose réside donc dans l'absence de fuseau assurant la ségrégation des chromosomes. L'endomitose rappelle ainsi une mitose colchicinique. Deux remarques méritent en outre d'être faites. Il faut noter tout d'abord que, à la métaphase endomitotique, les chromosomes ne se raccourcissent pas aussi brusquement et complètement qu'au cours d'une mitose ordinaire. De plus, au cours de l'endomitose, eu- et hétérochromatine restent toujours nettement identifiables, contrairement à ce qui s'observe dans les mitoses ordinaires. Chez *Gerris lateralis*, par exemple, les chromosomes X se distinguent toujours nettement des autosomes par leur plus grande sidérophilie. Selon GEITLER, chez les Hétéroptères, les nucléoles, sans toutefois disparaître, diminueraient sensiblement de volume à l'endométaphase.

Dans certains groupes zoologiques, chez la majorité des Angiospermes, les modalités du processus endomitotique restent inconnues. L'existence de l'endomitose est alors déduite simplement de certaines anomalies du comportement nucléaire : augmentation du volume des noyaux concomitante des variations rythmiques de leur contenu en ADN (1) (Angiospermes GEITLER 1941 pour *Trianea* et *Sauromatum*); brusque division mitotique des noyaux géants laissant apparaître un nombre anormalement élevé, polyploïde, de chromosomes. On sait que ces mitoses postendomitotiques sont rarement spontanées, mais qu'il est parfois possible de les induire expérimentalement sous l'action de substances de croissance telles que l'acide indoxylacétique, l'acide naphtalène-acétique, l'acide dichlorophénoxylacétique. Elles manifestent des caractères particuliers d'un grand intérêt et qu'il est indispensable de connaître pour interpréter correctement la structure des noyaux endopolyploïdes. A la prophase de la première mitose, les chromosomes qui s'individualisent forment des paires (*Sauromatum guttatum* GRAF 1939), voire des groupes de chromosomes. Ils conservent cette disposition à la métaphase, puis se dissocient à l'anaphase; une telle disposition ne se retrouve plus au cours des mitoses suivantes. Le couplage ou le groupement des chromosomes tient à la présence de masses hétérochromatiques d'union, à des enroulements relationnels des chromatides et surtout à l'union des centromères. Lors de l'endomitose, les centromères ne se divisent pas, ou du moins ils ne se clivent que tardivement. Il en résulte la formation de diplochromosomes à 4 chromatides (LEVAU 1939, BERGER et WITKUS 1946, D'AMATO 1948, HUSKINS et STEINITZ 1948, DOLCHER 1949), voire de groupes de chromosomes plus complexes (4 chromosomes avec 8 chromatides et 4 centromères — 8 chromosomes avec 16 chromatides). Ces chromosomes polyvalents, selon les auteurs, ne sont pas à confondre avec des chromosomes polymères ou polytènes. Ils auraient des bras distincts que seuls les centro-

(1) On sait que le taux d'ADN des glandes salivaires de la Drosophile double à chaque nouvelle étape de la polyploïdisation des chromosomes.

mères ou quelques ponts hétérochromatiques réunissent. Dans un chromosome polymère, au contraire, les chromonèmes ne sont pas dissociés les uns des autres et restent confondus.

L'existence de ces complexes unis par les centromères ou quelque pont hétérochromatique permet d'affirmer l'état polyploïde d'un certain nombre de noyaux géants dont l'analyse s'est révélée jusqu'ici directement inaccessible. Les noyaux géants du suspenseur de *Capsella*, d'*Arum maculatum*, du Lupin, par exemple, peuvent être qualifiés de polyploïdes bien qu'ils possèdent un nombre de « chromocentres » identique à celui des noyaux diploïdes. Chaque chromocentre de très grosse taille représente non un, mais *n* unités hétérochromatiques confondues en une masse commune. Une telle interprétation rend compte d'une façon satisfaisante du grand nombre de filaments chromonématiques que renferment les noyaux du suspenseur.

Dans les Flagellés termiticoles du genre *Holomastigotoïdes*, l'endomitose, nous l'avons décrit (P. P. Grassé et A. Hollande), aboutit de même à la constitution de chromosomes géants, polytènes, qui, à certains moments de la vie du Protiste, peuvent être dissociés en leurs éléments constitutifs, lorsqu'un fuseau se forme et assure la ségrégation des chromatides. Dans ces chromosomes géants, polytènes, les chromatides-filles conservent un enroulement relationnel qui, nous l'avons montré, est en relation, non avec la spiralisation apparente de l'élément chromonématique, mais avec sa torsion propre.

Les chromosomes polytènes des Collodaires ont le même mode d'individualisation que les chromosomes géants d'*Holomastigotoïdes*. Ils ont également la même constitution, à une seule différence près : chez *Holomastigotoïdes*, les chromonemata sont contenus d'une façon constante dans une gaine, et gardent d'une façon permanente leur spiralisation mineure. Chez les Collodaires, la gaine disparaît dans le noyau végétatif et la spirale mineure se perd.

La mécanique endomitotique consiste essentiellement en une duplication des chromonemata (ou chromatides) en l'absence de toute division du centromère. Un premier clivage (1) aboutit donc à l'individualisation de deux chromonemata qui, en raison de leur torsion propre, s'enroulent l'un autour de l'autre (relational coiling d'ordre 1). Après un deuxième clivage, se forment 4 chromonemata torsadés 2 à 2 : au relational coiling d'ordre 1, s'ajoutent 2 relational coilings d'ordre 2. Après un troisième clivage, on compte 8 chromonemata, 1 relational coiling d'ordre 1, 2 relational coilings d'ordre 2 et 4 coilings d'ordre 3. Ainsi de suite.

Aucun cycle de spiralisation comparable à celui auquel nous avons fait allusion ci-dessus ne s'observe chez les Collodaires, au cours de la multiplication endomitotique des chromonemata. Le fait n'a rien de surprenant puisque la ségrégation des chromatides des divers chromosomes a lieu seulement au cours des premières cinèses sporogoniques. Le cycle de spiralisation des chromosomes, au cours d'une mitose, ou de certaines endomitoses, est en effet, il va de soi, en rapport avec l'autonomie qu'acquièrent les chromatides au fur et à mesure de leur individualisation.

Le mécanisme grâce auquel les chromatides, lors des processus de dépolyploïdisation, vont se répartir en lots équationnels dans les divers noyaux-fils, n'est pas entièrement

(1) Ce terme de clivage est employé ici dans un sens très général. Il ne présuppose en rien des modalités intimes de la reproduction du chromosome. Remarquons toutefois que si le chromonema-fils, comme on tend à l'admettre actuellement, représente une simple copie du chromonema initial, on comprend moins aisément l'origine des coilings existant entre chromatides ou chromonemata.

accessible à l'observation; il est cependant simple à concevoir. Il suffit, en effet, d'imaginer que, au cours des premières cinèses différentielles, le centromère de chaque chromosome se divise successivement en un nombre de centromères élémentaires égal à celui des chromonemata. La perte des coilings doit être facilitée, comme dans le cas d'*Holomastigotoïdes*, par l'enroulement spiral des chromatides (voir à ce sujet notre travail sur *Holomastigotoïdes*). Quant à la répartition de ces derniers, en deux lots-fils, elle semble assurée par le seul jeu du fuseau qui s'allonge.

Nous estimons à 2 ou 3.000 le nombre de chromosomes contenus dans un noyau primaire. Le nombre chromosomique de base se situant aux environs de 50, il faut admettre que, dans le noyau primaire, les chromosomes se divisent 5 ou 6 fois par endomitoses. Inversement nous sommes amenés à penser que le nombre des mitoses sporogoniques différentielles est d'environ 5 ou 6. Il est malheureusement bien délicat de vérifier des données par l'observation. Tout ce que l'on peut affirmer c'est que les premières mitoses sporogoniques s'inscrivent effectivement dans un cycle de dépolyploïdisation (HOLLANDE et CACHON-ENJUMET 1959). Le nombre des chromosomes en effet ne cesse de décroître, durant la première phase de l'individualisation des noyaux secondaires. Le lecteur en conviendra en comparant les figures 1, 2 et 3 de la Planche XIX qui sont toutes relatives à l'évolution sporogonique d'un même individu de *Thalassophysa sanguinolenta*.

4. Remarques sur les variations du taux d'ADN dans les noyaux des Collodaires, au cours du cycle de reproduction isosporogénétique.

Les noyaux primaires des Collodaires offrent, nous le savons, de grosses variations de chromaticité selon que leurs chromosomes sont ou non enrobés d'une substance matricielle importante. Or, fait curieux, si forte que soit parfois l'affinité de ces chromosomes pour la laque ferrique ou le liquide de Mann (bleu de méthyle-éosine), ils ont toujours une réaction de Feulgen négative — du moins lorsque la vésicule nucléaire dépasse un certain diamètre. Chez *Bathysphaera* ou *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum*, par exemple, les chromosomes sont *épais*, observables *in vivo*, mis en évidence sans difficultés par toutes sortes de techniques histologiques et cependant, quels que soient les temps d'hydrolyse, courts ou longs, ils ne se colorent pas par le Feulgen (1).

A l'approche de la sporogenèse, ils perdent leur matrice (stade de noyau homogène, achromatique). Les premières divisions différentielles (ségrégation de génômes et non mitoses) ont lieu, puis la vésicule nucléaire se fragmente et s'émiette dans l'endoplasme intracapsulaire en de nombreux blocs polyénergides (2). C'est à cet instant seulement que les chromosomes, quoique encore très ténus, présentent, pour la première fois, une réaction de Feulgen faiblement positive. Leur fuschinophilie s'accroît par la suite, tandis qu'ils s'enrobent à nouveau d'une matrice et se spiralisent. C'est dans le noyau des spores qu'ils offrent le maximum de chromaticité.

Les variations de chromaticité des chromosomes, dans les noyaux secondaires ou dans le noyau des spores, ne permettent nullement de conclure, nous le savons, à une augmentation

(1) Cette réaction a été entre autres utilisée selon les données exposées par PASTEELS et LISON en 1950 (Archives de Biol., t. LXI, fasc. 3).

(2) Pour les détails cytologiques concernant la sporogenèse des Collodaires, le lecteur voudra bien consulter notre travail de 1953 (HOLLANDE et ENJUMET).

progressive du taux d'ADN durant le déroulement des processus sporogénétiques : les chromosomes constitutifs des blocs polyénergides ont vraisemblablement la même teneur en ADN que ceux des spores, et c'est à cause de leur faible contraction qu'ils nous paraissent peu colorés. Mais il ne saurait y avoir illusion d'optique quand nous constatons que les noyaux présporogénétiques sont Feulgen négatifs, tandis que les blocs polyénergides sont Feulgen positifs puisque les uns et les autres ont des chromosomes morphologiquement identiques. Une fois de plus se pose donc la question délicate de savoir si la teneur du chromosome en ADN est constante ou bien si cette teneur peut varier suivant les circonstances physiologiques. Selon nous, elle varie effectivement et tend vers son minimum dans le noyau végétatif.

Des recherches méthodiques vont être entreprises pour préciser ces données. Nous nous efforcerons par ailleurs à trouver les raisons pour lesquelles les chromosomes, quoique gros, de certains noyaux primaires (*Bathysphaera*) présentent une réaction de Feulgen négative. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne serions susceptibles d'émettre à ce sujet que des hypothèses incontrôlables et, partant, sans grande valeur.

III. LES NUCLÉOLES DES COLLODAIRES

1. Structure et origine des nucléoles.

Le noyau primaire des Collodaires, durant sa phase d'accroissement et de polyploïdisation, élabore de grandes quantités d'histones et d'acide ribonucléique. Ces substances, utilisées lors de la sporogenèse aux synthèses plasmatiques, sont mises en réserve jusqu'à cette période, sous forme de volumineux nucléoles. Ces derniers dont le nombre apparemment n'est pas fonction du degré de polyploïdie du noyau, se tiennent à la périphérie de la vésicule nucléaire; ils dépendent en effet des régions postérieures de certains chromosomes spécialisés, les chromosomes nucléoliens (1) qui, au même titre que les autres chromosomes, convergent au centre du noyau sur la sphère archoplasmique (visible aux stades présporogénétiques seulement). Le terme de chromosome nucléolien peut surprendre : nous l'employons, parce que, chez les Radiolaires et maints autres Protistes, la zone nucléologène n'est pas localisée en un ou plusieurs points précis, mais s'étend au contraire à des segments chromosomiques extrêmement longs (plus de 600 μ chez *Thalassophysa*), soit simplement flexueux (nucléoles de type rubanné), soit fortement pelotonnés et isolés, partiellement du moins, au sein d'une vésicule (nucléoles sphéruleux). Lorsque aux premières phases de la sporogenèse, le noyau primaire devient homogène, les chromosomes nucléoliens sont les derniers à perdre leur sidérophilie (*Thalassophysa*); ils sont alors seuls à s'observer aisément. C'est la raison pour laquelle, au début de nos recherches (Hollande et Enjumet 1953), nous considérions qu'ils représentaient à eux seuls la totalité du stock génétique du Radiolaire. C'est pourquoi également nous admettions que le noyau végétatif n'était pas polyploïde, avant le déclenchement des cinèses sporogoniques.

L'étude de la structure et de l'origine des nucléoles des Collodaires est d'un grand intérêt. Dans le cadre de la cytologie des Radiolaires, elle permet en effet non seulement de préciser les relations topographiques et fonctionnelles qui unissent nucléoles et chromosomes, mais aussi d'interpréter d'une façon rationnelle les diverses variations morphologiques et histo-

(1) Nous pensons que tous les chromosomes du noyau primaire ne sont pas affectés d'une façon synchrone par l'endomitose; les chromosomes nucléoliens ne se multiplieraient qu'après la lyse des nucléoles, en début de sporogenèse.

chimiques dont ces derniers sont le siège au cours du cycle évolutif du Protiste. Dans le cadre de la cytologie générale, elle complète heureusement nos connaissances sur la structure des « nucléoles filamenteux » tels que A.-Ch. HOLLANDE, ESTABLE et SOTELO, OBERLING et d'autres auteurs l'ont établi après examen d'un matériel varié, soit en microscopie optique, soit en microscopie électronique.

Chez *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum* et *Bathysphaera pelagica* (Pl. XVII fig. 2 à 6 et Pl. XV fig. 1 à 7), le noyau primaire possède de 6 à 8 nucléoles sphériques d'un diamètre souvent supérieur à 30 μ. Chacun d'eux de toute évidence prend naissance aux dépens d'un chromosome nucléolien dont le segment distal est pelotonné (Pl. XVIII fig. 4). Le peloton, sans pour autant devenir autonome, s'isole dans une vacuole. Une vésicule que limite peut-être une paroi anhyste, s'individualise de la sorte. Elle s'accroît rapidement tandis qu'au sein du nucléoplasme, se déploie et s'hypertrophie le chromosome. Ce dernier comprend un chromonema axial, et un manchon sidérophile, à cortex granuleux, qui l'entoure sans cependant se mouler sur lui. Par la suite le manchon perd sa chromaticité et s'épaissit si bien que le nucléole semble fait d'une masse fondamentale granuleuse renfermant de petits tubules (2 à 3 μ de diamètre) contournés. En fait le nucléole renferme uniquement des cordons contigus percés d'une lumière étroite et dont la paroi corticale, hyaline, contient un grand nombre de filaments spiralisés, enroulés en hélice. Ce sont les coupes optiques de ces spirales (comparables aux spirales inframineures des chromonemata) qui confèrent son aspect granuleux à l'organite.

Au cours de la croissance du Radiolaire, les nucléoles se modifient. Les cordons deviennent plus massifs; leur région médullaire se colore vivement par l'éosine et la pyronine (dépôt de pyrénine); leur lumière peu à peu s'amenuise, puis le chromonema s'estompe et cesse d'être visible. Les filaments périphériques (cyanophiles et pyroninophiles) restent par contre des plus nets et revêtent l'axe de pyrénine (1). Ultérieurement les cordons se rassemblent au centre de la vésicule, se tassent les uns contre les autres, ou confluent en un certain nombre de blocs dont l'assemblage varie selon les cas. Les granules cyanophiles à ce stade régressent partiellement. Le nucléole est dès lors définitivement constitué.

Les nucléoles des *Thalassophysa* (Pl. XXVIII fig. 1 et 2) déterminent, on le sait, de larges et longues expansions sacciformes à la périphérie du noyau; ils sont véritablement hypertrophiés, leur volume étant de beaucoup supérieur à celui de la masse chromatinienne. Ce sont des cordons très épais (16 à 20 μ de large), très longs (plus de 600 μ !) qui se lovent au sein d'un liquide astructuré (nucléoloplasme). Chacun d'eux est fait d'un cortex peu chromatique, granulo-filamenteux et d'un filament axial spiralisé, d'épaisseur variable, que colore fortement l'hématoxyline. Autour du filament, mais à quelque distance de lui, se dépose, avec plus ou moins de régularité, une substance éosinophile, présentant une très forte affinité pour la pyronine. Les liens unissant cordons nucléolaires et masse chromatinienne sont malaisés à reconnaître. Il est cependant des cas où nous nous sommes assurés de la continuité des cordons avec certains filaments chromosomiques. D'ailleurs les modalités de l'individualisation des nucléoles chez *Thalassophysa*, sont les mêmes que chez *Bathysphaera*. Elles sont de plus très aisées à observer. *Thalassophysa* en effet se reproduit non seulement par sporogenèse, mais aussi par bipartition. Pendant cette dernière, il y a lyse des

(1) Les cordons nucléoliens, après coloration au liquide de Mann, ont donc un axe éosinophile recouvert d'un cortex de grains cyanophiles; c'est pourquoi, en 1953, nous avons cru à tort, que ce cortex était fait de chromatine.

nucléoles, mais à peine les deux noyaux-fils sont-ils séparés, que de nombreux nucléoles se reconstituent aussitôt : ils apparaissent au sein même de la masse chromatinienne sous forme de grosses vésicules claires morphologiquement semblables à celles que nous venons de décrire ci-dessus. En augmentant de volume, les vésicules font progressivement hernie dans l'endoplasme; puis elles s'isolent pratiquement du noyau proprement dit une fois que les cordons nucléoliens ont atteint un certain développement.

Chez *Thalassolampe margarodes* (Pl. XVIII fig. 8 à 15 et Pl. XXXVIII fig. 7 et 8), les nucléoles sont généralement au nombre de 8 dans les noyaux des plus gros trophozoïtes. On n'en compte que 6 ou 7 dans les noyaux des trophozoïtes plus jeunes. Chez un même animalcule (voir tableau), la taille des nucléoles est elle-même variable et oscille par exemple

TABLEAU INDIQUANT LE NOMBRE ET LA TAILLLE DES NUCLÉOLES
EN FONCTION DU DIAMÈTRE NUCLÉAIRE
CHEZ THALASSOLAMPE MARGARODES

Taille des noyaux	Nombre des nucléoles	Taille des nucléoles	Taille des noyaux	Nombre des nucléoles	Taille des nucléoles
100 μ	6	6 7 11 11 12 19 μ	138 μ	7	12 14 17 18 20 24 28 μ
105	6	5 12 17 18 20 20	138	8	15 18 18 18 19 25 30 31
105	7	12 17 18 20 21 22 23	138	7	13 16 19 21 23 25 28
105	7	4 4 5 6 9 12 14	140	7	18 20 21 24 26 28 30
110	7	6 12 13 14 14 15 25	145	8	20 20 21 22 23 24 26 30
122	6	7 11 16 19 23 26	148	8	14 18 18 21 21 26 27 28
131	6	14 14 18 20 23 30	152	6	20 22 26 27 28 34
135	6	14 15 15 20 28 29	160	6	17 20 24 27 32 43
135	8	14 16 17 19 22 22 23 28	163	7	17 20 21 22 23 25 30
136	6	22 22 26 28 35 45	170	7	15 18 22 23 27 28 34

de 6 à 20 μ dans un noyau de 100 μ de diamètre, de 20 à 45 μ dans un noyau de 170 μ de diamètre. En d'autres termes, le volume nucléolien total est fonction de celui du noyau. Les nucléoles s'observent en toute netteté sur le vif et témoignent de propriétés thixotropiques qu'il serait bien curieux d'étudier dans le détail : toute pression, même ménagée, exercée sur le noyau provoque en effet leur immédiate disparition. Celle-ci n'est évidemment qu'apparente, les nucléoles redevenant visibles une fois que l'excitation a cessé après quelques minutes de repos.

La structure et l'évolution des nucléoles de *Thalassolampe* ne diffèrent pas sensiblement de celles décrites chez *Bathysphaera* et *Thalassoxanthium.* Toutefois les stades nucléolaires filamenteux (Pl. XVII fig. 2 et Pl. XXXVIII fig. 8) sont rares et se prêtent mal à l'observation. Les nucléoles faits de gros cordons pyroninophiles (1), sinueux, serpentant apparemment au sein d'une masse fondamentale plus finement structurée (Pl. XXXVIII fig. 7), sont par contre d'observation courante. En leur centre, se voit fréquemment une grosse vacuole dont le contenu, peu colorable, précipite après fixation. C'est généralement contre

(1) Ces cordons sont partiellement détruits après fixation à l'alcool-formol acétique (dissolution des lipides) ; c'est pourquoi, pour la recherche des acides nucléiques, il est préférable dans ce cas précis d'utiliser le fixateur de Helly de préférence à celui de Serra.

les parois de cette vacuole que s'appliquent les cordons; mais bien souvent aussi ceux-ci sont plus périphériques et prennent alors part, au terme ultime de l'évolution nucléaire, à la formation d'un cortex analogue à celui du nucléole des *Aggregata*. Un autre aspect, fréquent, du nucléole est celui représenté sur la figure 10 de la planche XVIII. La vacuole nucléolienne centrale est circonscrite par une nappe de substance osmiophile et pyroninophile, irrégulière, creusée de nombreuses vacuoles et qui résulte sans doute de la coalescence des différentes portions du cordon primitif.

Chez *Thalassicolla* et certains *Thalassoxanthium* (*Th. spumidum*) (Pl. XVI fig. 3 à 7), les nucléoles forment de gros cordons sinueux, mais ceux-ci bordent la sphère hétérochromatique, la « Chromatinfadenkugel » des auteurs allemands, et ne saillent pas, comme chez *Thalassophysa*, à la périphérie du noyau. Leur axe, fait de pyrénine, est incroyablement épais, finement vacuolaire; une masse granulo-filamenteuse, cyanophile, l'entoure. Cortex et médulla nucléolaires sont tous deux pyroninophiles. Coexistant avec les nucléoles rubannés, s'observent en outre, dans le noyau des Thalassicolles (Pl. XVI fig. 3), des nucléoles plus simplement structurés; ce sont, soit des boules de pyrénine (diamètre : 1/2 μ), apparemment autonomes, soit de petites sphérules éosinophiles, entourées d'un cortex cyanophile (Pl. XXVII fig. 1). Ces dernières sont particulièrement abondantes, dans les noyaux présporogénétiques. Ajoutons enfin, que chez certaines Thalassicolles (fig. 6 Pl. XVI) s'observent parfois quelques nucléoles sphéruleux morphologiquement identiques à ceux de *Thalassolampe* (Pl. XVI fig. 6).

En conclusion, tous les nucléoles des Collodaires ont même structure et même origine. Schématiquement on peut dire qu'ils résultent de la sécrétion, puis de l'accumulation autour de longs segments chromonématiques, de protéines simples (histones) et d'acide ribonucléique. Voici d'ailleurs à ce sujet quelques indications sur les caractéristiques histochimiques des nucléoles.

2. *Caractéristiques histochimiques des nucléoles.*

Les nucléoles des Collodaires, toujours de très grande taille, facilement isolables par simple dissection sous la loupe binoculaire, se prêtent aisément à l'analyse chimique. Il s'agit là d'une étude que nous n'avons malheureusement pas encore entreprise. L'utilisation de quelques techniques simples nous a cependant permis d'aboutir à des résultats intéressants. En voici les principaux :

1° Les nucléoles évolués sont vraisemblablement très riches en histones. Car à leur niveau le test de Serra pour l'arginine est fortement positif.

2° Des phospholipides osmioréducteurs sont toujours présents, principalement dans la zone périchromonématique, éosinophile (1) des cordons nucléoliens.

3° Lorsqu'ils n'ont pas été soumis à l'action de la ribonucléase, à tous les stades de leur développement, les nucléoles sont pyroninophiles. Ils élaborent donc d'une façon permanente de l'ARN. Ce dernier est supporté à la fois par les « granules » corticaux et par la pyrénine (2). Les premiers, on le sait, se colorent en bleu par la méthode de Mann, la seconde

(1) C'est cette région qui correspond en toute vraisemblance à ce que certains auteurs désignent sous le nom de « pars amorpha » du nucléole.

(2) La concentration en ARN est maxima au centre du cordon de pyrénine et décroît progressivement vers la périphérie de ce dernier.

en rouge. Après action de la ribonucléase, les granules perdent leur basophilie, tandis que se maintient l'éosinophilie des cordons. Ces derniers doivent donc leurs propriétés tinctoriales à la nature même de leurs protéines constitutives. Comme le postulent POLLISTER et LEUCHTENBERGER (1949), l'existence de deux types d'ARN dans le nucléole n'est cependant pas à exclure. Une solution diluée et froide d'acide trichloracétique permet d'éliminer l'ARN des granules, sans faire disparaître celui des cordons. Ce dernier est donc lié d'une façon beaucoup plus étroite à son substrat protidique que le précédent. L'évolution nucléolienne plaide en faveur d'un transfert de l'ARN des filaments granuleux sur la « pars amorpha », au fur et à mesure que celle-ci se trouve élaborée. Au stade tubuleux, le nucléole n'a de pyroninophiles que ses seuls filaments périphériques. Plus tard, quand s'épaissit la gaine du chromosome, de nombreux grains basophiles (pyroninophiles), colorables en bleu par le bleu de méthyle, la revêtent d'un manchon irrégulier presque continu. Mais, lorsque le nucléole a achevé de se constituer, les grains cyanophiles ont disparu : l'ARN « nucléolonématique » semble, à ce stade, « absorbé » en entier par la « pars amorpha » qui devient plus fortement pyroninophile.

4° Il n'y a jamais d'ADN détectable par la méthode de Feulgen, dans les nucléoles des Collodaires. Le fait n'est pour autant pas en contradiction ni avec certaines données des auteurs récents, ni avec la présence, dans l'axe des cordons, d'un filament chromonématique. Nous en fournirons la preuve après avoir envisagé auparavant la destinée des nucléoles au cours de la sporogenèse.

3. Destinée des nucléoles au cours des processus sporogénétiques. Élaboration de pyrénine au contact même des filaments chromonématiques.

L'évolution sporogénétique, chez tous les Radiolaires, s'accompagne de la fonte nucléolaire et d'un très net accroissement de la basophilie cytoplasmique. Les produits de la lyse des nucléoles diffusent tout d'abord dans le noyau avant de gagner, en partie tout au moins, le cytoplasme. Chez *Thalassophysa*, par contre, on assiste à une sorte d'amputation des digitations nucléoliennes qui se dissolvent d'emblée dans l'endoplasme. Avant cette amputation toutefois, les chromonemata ayant servi d'organisateur nucléolaire se rétractent au sein de la masse chromatinienne centrale (1); leur forte chromaticité permet de les distinguer sans ambiguïté des autres chromosomes qui, à ce stade, sont très peu colorables. A leur tour, les chromosomes nucléoliens perdent toute sidérophilie mais, au cours des multiples divisions qui précèdent l'émiettement du noyau primaire en noyaux secondaires, il n'est pas rare qu'ils se revêtent par places d'un manchon ténu de « pyrénine », ce qui les rend moniliformes. La sporogenèse, on le sait, s'accompagne, chez tous les Collodaires, d'un net accroissement de la masse cytoplasmique. En quelques heures, en effet, des milliers de spores renfermant pour toute inclusion un ou deux cristaux albuminoïdes, se substituent au plasma primitif qui était bourré d'enclaves et d'alvéoles hydrostatiques. Dans la mesure où l'on veut bien concéder au nucléole un rôle important au cours des synthèses protéiques, on ne peut donc s'étonner d'observer, dans le noyau des Collodaires, des nucléoles d'une taille inhabituelle.

---

(1) Le nombre des chromosomes nucléoliens observés aux jeunes stades de la sporogenèse est supérieur à celui des nucléoles préexistants; les raisons en sont indiquées en note infrapaginale, p. 40.

4. Critique des résultats. La notion de nucleolonema.

A.-Ch. HOLLANDE (1943), l'un des premiers, dans un travail sur la cellule, a attiré l'attention sur la structure filamenteuse que présentaient les nucléoles dans divers tissus d'Insectes (1) (Cæcums gastriques d'*Orthocanthacris aegyptia*, jeunes ovaires de *Mantis religiosa*, cellules digestives de *Phasgonura cantans*). Selon cet auteur, le filament intranucléolaire « serait un élément voisin des solénosomes ou des spirémoïdes (c'est-à-dire des chromosomes) dont les grains sidérophiles, à l'instar des centres nucléosomiens, ou stigmosomiens, seraient des centres élaborateurs de pyrénine ».

Quelques années plus tard, ESTABLE et SOTELO (1951-1954), après emploi de techniques spéciales (imprégnations argentiques, colorations de SOTELO...), découvrirent des formations similaires dans les nucléoles de cellules variées (ganglions sympathiques cervicaux supérieurs du Chat, neurones bulbaires de l'Homme, racines d'ail, spermatocytes d'Orthoptères, ovocytes d'*Armadillidium*...) et les désignèrent sous le nom de nucleolonema. BORYSKO et BANG (1951) enfin, puis BERNHARD, HAGUENEAU et OBERLING (1952), grâce à l'emploi du microscope électronique, confirmèrent les données des auteurs précédents (2).

Le nucleolonema, selon ESTABLE et SOTELO, serait l'organisateur nucléolaire, responsable de la sécrétion de la pyrénine (« pars amorpha » du nucléole). Il représenterait un organite permanent du noyau cellulaire, mais serait distinct et indépendant des chromosomes, quoique étroitement associé à eux à certains stades de la division. Il s'enroulerait en spirale lâche, irrégulière, autour du chromosome, puis, après clivage concomitant de celui des chromatides, il s'épaissirait et se contracterait en un glomérule élaborateur d'histones et d'acides ribonucléiques.

L'autonomie du nucleolonema, en temps qu'organisateur nucléolaire, n'est cependant pas admise par Mme R. LETTRÉ (1956) dont les recherches ont porté sur les nucléoles des fibroblastes du mésenchyme de poule, en culture de tissus. Cet auteur, en effet, après dissociation du nucléole sous l'influence d'une solution très faiblement concentrée d'adénosine, a réussi à colorer, d'une part, des filaments nucléoliens (chromonemata) par le Feulgen, d'autre part des gouttelettes périfilamenteuses par la pyronine. Mme LETTRÉ, en conséquence, considère le « nucleolonema » comme étant de nature chromosomienne.

Nos propres observations viennent confirmer celles de Mme LETTRÉ. Nous sommes, en effet, convaincus que, chez les Radiolaires, les tubules intranucléoliens correspondent à des segments spécialisés de chromosomes morphologiquement comparables, non pas à tous, mais à certains chromosomes, dits en goupillon, ceux des Cymothoïnés par exemple. Nos observations personnelles, en effet (HOLLANDE et BIJAOUI, travail en préparation), nous montrent que le chromosome en goupillon des ovocytes d'*Anilocra physodes* est fait d'une fibre ténue, spiralisée, Feulgen positive (chromonema) autour de laquelle s'enroulent, à quelque distance d'elle, de nombreux filaments eux-mêmes finement spiralisés, mais Feulgen négatifs et pyroninophiles. De tels filaments, sans aucun doute, sont homologues de ceux que nous décrivons dans le cortex des cordons nucléoliens, chez les Collodaires. Nous les nommerons

(1) Le matériel est fixé soit à l'Hirschler, soit au Bouin cuprique phosphotungstique chromé, puis coloré par le Mann ou par le Mann-hématoxyline.

(2) Soulignons que le peloton nucléolien mis en évidence par BERNHARD, HAGUENEAU et OBERLING, est osmiophile tout comme celui des Radiolaires. Il correspond très vraisemblablement au cortex pyroninophile de chromosomes et non à un filament nucléolonématique!

nucleolonemata (1), sans toutefois préjuger, ni de leur valeur en tant qu'organites cellulaires, ni de leur identité avec le filament nucléolonématique décrit par Sotelo et Estable. La disparition des nucleolonemata concomitante de la lyse des nucléoles laisse d'ailleurs penser qu'en toute vraisemblance le seul organisateur nucléolaire est le chromonema. Contre cette manière de voir, on ne manquera pas de dire que nous avons tort de considérer comme chromonema une fibre dépourvue d'affinités pour le vert de méthyle et au niveau de laquelle la réaction de Feulgen est négative. L'objection apparemment ne manque pas de poids; elle est cependant sans valeur; en effet les nucléoles de nombreux Péridiniens, de *Leptodiscus medusoïdes* en particulier, ont, aux détails près, la même structure que ceux des Collodaires et, chez eux, l'axe des cordons nucléoliens est matérialisé par une fibre chromonématique, *Feulgen positive*, du moins pendant une longue période de l'évolution du Protiste. Ces faits établis par notre élève Jean Cachon (2) ne sauraient soulever la moindre critique. Ils confirment d'ailleurs les observations de nombreux auteurs faisant état de la présence d'inclusions ADN positives au sein des nucléoles (nucléoles des Diptères — Heitz et Bauer 1933, Kaufmann 1934, Mulnard 1956; nucléoles d'ovocytes d'Amphibiens et d'Ascaris — Brachet 1934, Panigel 1951; nucléoles de Péridiniens — *Ichthyodinium chabelardi*, Hollande et Cachon 1953). D'une façon très générale, nous admettons que, en dehors de toute période de sécrétion, les chromonemata nucléoliens sont Feulgen positifs et qu'ils deviennent Feulgen négatifs au moment de la charge des nucléoles en ARN. Chez *Ichthyodinium*, en effet la pars nucléologène du chromosome perd son ADN en fonction de la charge du nucléole en ARN. Même constatation chez les Phaeodariés (3), et les exemples pourraient être multipliés. Dans la spore des Collodaires, voire dans les noyaux secondaires, les chromosomes, qu'ils soient nucléoliens ou non, sont Feulgen positifs. Ultérieurement ils perdent tous leur ADN. En ce qui concerne les chromosomes nucléoliens, cette perte est vraisemblablement concomitante de l'élaboration précoce d'ARN. Pour ce qui est des autres chromosomes, elle pourrait bien être aussi fonction de la sécrétion durant la phase végétative du Radiolaire, d'une substance X, d'une trophochromatine dont la constitution chimique resterait à déterminer. Ce serait un manchon de trophochromatine qui conférerait leur sidérophilie à ces chromosomes.

B. LE NOYAU PRIMAIRE DES SPHAERELLAIRES

I. GÉNÉRALITÉS ET PRINCIPAUX TYPES DE NOYAUX

Quoique plus petit que celui des Collodaires, le noyau des Sphaerellaires offre toujours un développement important. Son diamètre oscille entre 50 μ et 70 μ, mais peut atteindre exceptionnellement 100 μ *(Cenosphaera tenerrima)*. D'une façon très générale, il occupe le centre de la capsule; chez les *Centrocubidae*, toutefois, il est excentrique, la microsphère cubique

(1) Selon Dodson (1948), Duryee (1950), Callan (1952), et Gall (1952-54), les boucles de certains chromosomes en goupillon serviraient à la formation des nucléoles.

(2) Contribution à l'étude des Péridiniens parasites; Cytologie. Cycles évolutifs. Thèse de Doctorat d'État, 1959.

(3) Chez ces Radiolaires, chez *Aulacantha* tout au moins, les nucléoles se présentent sous forme de petites gouttelettes éosinophiles, disposées en spirale autour d'un segment privilégié du chromosome (Pl. XIX fig. 6).

le refoulant sur le côté. Sa structure fondamentale et ses réactions histochimiques sont celles d'un noyau de Collodaire, mais sa morphologie varie selon les groupes envisagés. Quatre types bien caractéristiques se rencontrent :

1er Type. — **Macrosphaeridae** (Pl. XII fig. 1 à 6, Pl. XI fig. 1 à 8).
Noyau régulièrement sphérique ne renfermant jamais ni éléments squelettiques, ni axoplaste. De gros nucléoles pyroninophiles. Une membrane épaisse hérissée de papilles creuses, sur lesquelles prennent appui les colonnettes axopodiales.

2e Type. — **Centrocubidae** (Pl. XIV fig. 1-3-6, Pl. XXV fig. 8 et 9).
Noyau très fortement mamelonné ne renfermant ni élément squelettique ni axoplaste. Pas de gros nucléole. Membrane relativement peu épaisse, hérissée de petites papilles, toujours bien séparée du contenu chromatique sous-jacent (sauf dans les noyaux jeunes).

3e Type. — **Centroaxoplastidiés** (Pl. V fig. 1 à 7) et **Périaxoplastidiés** (Pl. II).
Noyau perforé de canalicules pour le passage des axopodes, sphérique, subsphérique ou en calotte de sphère. Membrane ténue. Pas de gros nucléoles. Squelette microsphérien et axoplaste fréquemment incorporés à lui.

4e Type. — **Discoïdae-Larcoïdae** (Pl. XV fig. 9-10, Pl. XXIV fig. 3 à 5).
Noyau homogène limité par une membrane ténue, sans papilles, dépourvu de gros nucléoles et d'axoplaste. Squelette central incorporé à lui.

Nous étudierons successivement chacun de ces types en insistant sur ses particularités les plus marquantes.

II. NOYAU DES MACROSPHAERIDAE (Pl. XXIII fig. 2, Pl. XI fig 1 à 8) Pl. XII fig. 1 à 6, Pl. XIX fig. 1 et 2).

1. Morphologie et évolution du noyau au cours de la croissance du trophozoïte.

Le noyau du trophozoïte, chez tous les Macrosphaeridae *(Arachnosphaera, Diplosphaera, Rhizoplegma, Cladococcus...)* est bien caractéristique. Quelle qu'en soit la taille, il ne renferme jamais de coque siliceuse; son diamètre en effet n'excède à aucun moment celui de la macrosphère initiale; tout au plus, quelques baguettes siliceuses, issues de la paroi interne de cette dernière viennent-elles en déprimer plus ou moins le cortex (Pl. XII fig. 1) sans toutefois traverser la membrane nucléaire. Celle-ci, plus ou moins développée selon les genres, est, en général, très épaisse (1,5 μ chez *Cladococcus*). Elle se colore vivement par le bleu de méthyle (1), mais sa caractéristique essentielle tient au fait qu'elle est couverte d'une façon constante (Pl. XXVI, fig. 2), d'un grand nombre de papilles sur lesquelles viennent prendre insertion les colonnettes axopodiales. Développement et morphologie de ces papilles varient, bien entendu, d'un genre à l'autre. C'est chez *Cladococcus* où elles sont les plus nettes, leur forme étant soit conique, soit parallélépipédique (Pl. XV fig. 6 et Pl. VI fig. 12). Chaque papille est creusée d'un canalicule, dont la lumière s'amenuise progressivement de la base à l'apex. A chaque extrémité du canalicule, la membrane nucléaire présente une différenciation éosinophile annulaire. Nous avons déjà indiqué, dans un chapitre précédent, qu'au travers

(1) Dans l'épaisseur de la membrane, s'observent parfois *(Diplosphaera)* de grosses inclusions lenticulaires, Feulgen positives, dont nous ignorons la signification. Des inclusions semblables se retrouvent chez le Collodaire *Bathysphaera pelagica.*

du canalicule de chaque papille, pénétrait un filament en relation avec la masse nucléaire et apparemment en continuité avec la fibre stéréoplasmique axopodiale. De tels filaments s'observent d'une façon indiscutable, tout spécialement lorsque la masse fondamentale du noyau, sous l'influence des fixateurs, s'est légèrement rétractée de la membrane nucléaire (Pl. XII fig. 6 et Pl. XV fig. 4). Leur interprétation reste toutefois délicate.

Admettre leur continuité avec les filaments axopodiques, c'est postuler l'existence, au sein du noyau, d'un système fibrillaire indépendant du système chromonématique et ayant valeur d'axoplaste diffus. Nous ne rejetons pas à priori une telle manière de voir, pour fort originale qu'elle soit. Dans les noyaux présporogénétiques, en effet, réduits à leur trame chromonématique (Pl. XII fig. 5), nous observons sous la membrane nucléaire, à la base de chaque papille, de petits amas filamenteux, autonomes semble-t-il, et qui pourraient fort bien correspondre à la concentration de systèmes axoplastiques élémentaires. Nous ne tenons toutefois cette interprétation que pour *très hypothétique*. Nous nous hâtons, en effet, de faire valoir que les fibrilles intrapapillaires ne sont peut-être, à tout prendre, que des chromonemata restés adhérents à l'apex de la papille, après rétraction de la masse nucléaire. Les aspects sous lesquels se présente, après fixation, le noyau d'*Haeckeliella macrodoras* seraient favorables à une telle opinion. Chez cet Anaxoplastidié (Pl. XV fig. 2 et 3), la masse chromatique, une fois décollée de la membrane, reste, en effet, reliée aux papilles non par des fibrilles, mais par des trabécules épaisses, de consistance apparemment visqueuse. Fréquemment les trabécules se rompent et hérissent la sphère nucléaire d'autant de gouttelettes pédiculées.

Le noyau des Anaxoplastidiés, graduellement change d'aspect depuis les plus jeunes stades de l'individualisation du trophozoïte jusqu'au moment de la sporogenèse. Pour le décrire, il convient donc d'en suivre les modifications morphologiques tout au long de la croissance du Radiolaire. Prenons comme type celui d'*Arachnosphaera* (Pl. XI et XII) :

Les très jeunes noyaux sont homogènes et faits uniquement de filaments chromosomiques, pelotonnés, spiralisés (spirale inframineure + spirale mineure), en entier sidérophiles, mais Feulgen négatifs. Bientôt (diamètre nucléaire : 20 μ) leur cortex se creuse de vésicules claires (Pl. XI, fig. 1 et 2), qui saillent dans l'endoplasme et qui représentent l'ébauche des futurs nucléoles. C'est alors que progressivement (stade de 40 μ) s'individualise, à la périphérie du noyau, une area claire (Pl. XI fig. 3) qui gagne peu à peu en importance tout en restant toujours nettement tranchée de la région chromatique centrale. Désormais les jeunes nucléoles baigneront en partie dans cette zone claire. Surviennent alors des différenciations morphologiques intéressant à la fois la zone médullaire sidérophile, la zone corticale claire et les nucléoles.

Dans la *medulla*, certains chromosomes (ou certaines portions d'entre eux ?) perdent leur chromaticité et s'amenuisent tandis que d'autres au contraire s'hypertrophient et, par places tout au moins, deviennent très chromophiles. La région centrale du noyau prend alors un aspect bien particulier dont les figures 4 et 8 de la Planche XI donnent une idée.

La *zone claire périphérique*, elle aussi, change d'aspect; elle devient plus importante tandis que, en son sein, s'observent, espacés les uns des autres, des filaments contournés, chromophiles (Pl. XI fig. 8).

Les *nucléoles*, eux, selon un processus que nous étudierons ci-dessous dans le détail, élaborent leurs histones; ils semblent se détacher du cortex médullaire et être rejetés dans la région périphérique du noyau.

Au terme ultime de cette évolution, enfin, la medulla ne comporte plus comme éléments fortement chromatiques, que les chromosomes hypertrophiés (Pl. XII fig. 4). En coupe équatoriale, on les voit rayonner à partir du centre du noyau et s'étendre plus ou moins loin dans la masse nucléaire (Pl. XXVI fig. 1). A leur tour, peu à peu ces chromosomes perdent leur chromaticité, tandis que les nucléoles se lysent au sein de la masse nucléaire. Celle-ci en entier consiste désormais en une infinité de chromonemata, fins et ténus, achromatiques, présentant une spirale inframineure. Ces chromonemata, dont les enroulements relationnels sont parfois fort nets, se groupent et forment, soit des chromosomes polytènes, soit des chromosomes polyvalents qui convergent vers le centre du noyau. Ce dernier a donc une structure très voisine de celui des Collodaires; les gros chromosomes sidérophiles qu'il conserve dans sa medulla durant toute la phase végétative lui confèrent cependant une grande originalité. Ces chromosomes sont tout à fait comparables, quoique plus gros, à ceux qui s'observent dans le nucléole des Collodaires du genre *Bathysphaera* ou de certains *Thalassoxanthium*. Comme eux, en effet, ils possèdent une fibre chromonématique axiale, ténue, et un manchon cortical renfermant des nucleolonemata. Entre la fibre et le manchon s'observe un espace clair; les nucleolonemata, nombreux, ont un enroulement très irrégulier; par places leurs spires s'accumulent et concourent à la constitution d'amas granuleux cyanophiles très caractéristiques (Pl. XI fig. 8 et Pl. XXVII fig. 2). Le chromosome de ce fait paraît couvert de nodosités. Les granules sont pyroninophiles, mais seulement lorsqu'ils n'ont pas été soumis à l'action de la ribonucléase. Ils contiennent donc de l'ARN. Les chromosomes qui les élaborent sont donc des chromosomes nucléoliens. Dans leur gaine, il y a très rarement dépôt de pyrénine. Lorsque cette substance est sécrétée (Pl. XII fig. 3 et Pl. XXVIII fig. 5), les chromosomes se rassemblent au centre du noyau et, en ce point, s'individualise un gros nucléole, dont les éléments tubulés, aux parois éosinophiles, sont fort nets. Il est vraisemblable que les segments distaux de ces chromosomes nucléoliens sont les organisateurs des nucléoles sphéruleux dont nous avons parlé précédemment, mais nous ne pouvons l'affirmer. Quoi qu'il en soit, il ressort de notre description, que les chromosomes nucléoliens ne sont pas polytènes. En est-il toujours ainsi chez les autres Radiolaires ? Nous ne pouvons nullement le dire. Ce que nous savons, c'est que, chez les Collodaires, en début de sporogenèse, le nombre des chromonemata nucléologènes, voisin de cinquante, est de beaucoup supérieur à celui des nucléoles que possède le noyau primaire. Il se pourrait en conséquence, soit que plusieurs chromonemata participent à la formation d'un même nucléole (?), soit que, plus vraisemblablement, il y ait multiplication des chromonemata seulement après la lyse nucléolaire. De nouvelles recherches devront tendre à éclaircir ce problème important.

2. Nucléoles. Structure, origine et évolution.

Les nucléoles, chez tous les Macrosphaerides, sont tous de grande taille et en nombre fixe pour une espèce donnée. On en compte 7 chez *Arachnosphaera*. Ils s'individualisent très tôt, dans le noyau du jeune trophozoïte, sous forme de vésicules claires qui sont creusées dans le cortex de la zone médullaire (Pl. XI fig. 2). Chacune, sans tarder, saille fortement dans le nucléoplasme périphérique. Elle se compose apparemment d'une masse granuleuse pyroninophile au sein de laquelle se contourne une fibre relativement épaisse vivement colorable en bleu par la méthode de Mann (Pl. XI fig. 3 et Pl. XXVII fig. 2). Elle renferme en réalité un chromosome nucléolien plusieurs fois replié sur lui-même et

dont les contours manquent de netteté. La fibre est le chromonema de cet élément; les grains correspondent à la section optique de nombreux filaments nucléolonématiques. Lorsque s'accroît la vésicule nucléolienne, la substance périchromonématique s'imprègne de pyrénine tout en perdant contact avec le chromonema. De gros cordons éosinophiles se forment et évoluent comme ceux des nucléoles des Collodaires. Ils deviennent plus ou moins coalescents, tandis que la fibre chromonématique cesse d'être visible et que les granules d'ARN sont résorbés (Pl. XI fig. 6 et pl. XXVII fig. 2). Dans le noyau primaire ayant achevé sa croissance, les nucléoles sont donc de grosses sphères éosinophiles dont l'aspect apparemment vacuolaire traduit l'origine à partir des chromosomes nucléoliens (Pl. XXIII fig. 2).

III. LE NOYAU DES CENTROCUBIDAE (Pl. XIII-XIV et fig. 5 Pl. XXXVIII).

Le noyau primaire des *Centrocubidae* a essentiellement la même structure que celui des Anaxoplastidiés. Toutefois il en diffère par sa forme très irrégulièrement mamelonnée et par l'absence de gros nucléoles. Certes, dans les jeunes trophozoïtes, est-il sphérique (Pl. XIV fig. 1), mais il se trouve rapidement découpé en nombreux lobules par le squelette microsphérien qui fait obstacle à son développement. Sa membrane est relativement mince, hérissée de nombreuses papilles sur lesquelles prennent appui les colonnettes axopodiales; elle est fréquemment séparée du contenu nucléaire par un large espace. Ce dernier n'est pas la conséquence d'un artefact car on l'observe dans les noyaux non fixés (Pl. XXXVIII fig. 5). Il résulte d'une croissance dysharmonique de la membrane et du contenu nucléaire. Zone nucléaire corticale claire et medulla sidérophile s'observent en toute netteté chez les *Centrocubidae.* A la constitution de cette dernière, prennent part entre autres, de gros chromosomes tubuleux, et, ce qu'il y a de remarquable, c'est que ces *éléments fonctionnent ici comme organisateurs nucléolaires,* alors que chez les Anaxoplastidiés, ils ne prennent part que d'une façon tout occasionnelle à la production de pyrénine. Les nucléoles, chez les Centrocubidés, forment donc de longs rubans éosinophiles, revêtus, durant la phase d'organogenèse, de manchons de grains cyanophiles (nucleolonemata). Après avoir perdu sa chromaticité, le noyau, à l'approche de la sporogenèse, permet d'observer en toute netteté les nombreux filaments chromonématiques qu'il contient (1) (Pl. XIII fig. 2 et Pl. XIV fig. 6 et 7). Certains d'entre eux sont revêtus d'une mince couche de pyrénine, éosinophile, ce qui témoigne une fois de plus du rôle fondamental qu'ils jouent dans l'élaboration des nucléoles.

IV. LE NOYAU DES PÉRI- ET DES CENTROAXOPLASTIDIÉS (Pl. II-V-VI et VIII).

La morphologie nucléaire chez les Péri- et les Centroaxoplastidiés est essentiellement conditionnée par les rapports que contracte le noyau avec le système axopodique d'une part, avec le squelette microsphérien d'autre part. Ces rapports étant exposés, les uns au chapitre traitant de l'évolution du système axopodique, les autres à celui concernant le squelette, il nous paraît ici superflu de les décrire dans le détail. Les diagnoses fournies pour chaque espèce, dans la partie systématique de ce travail, sont d'ailleurs toutes accompagnées d'une description morphologique détaillée du noyau. Ce dernier, d'une façon constante,

(1) Ces filaments chromonématiques dépendent de chromosomes polyvalents et non de chromosomes polytènes.

est traversé de canalicules, au travers desquels s'engagent des axopodes. C'est là son caractère fondamental. Axoplaste, squelette microsphérien et noyau peuvent être soit :

1° Indépendants les uns des autres. Le noyau affecte alors la forme d'une calotte de sphère *(Arachnostylus, Excentroconcha)* (Pl. I fig. 7 et 8).

2° Juxtaposés. Le noyau tend à devenir sphérique, mais reste fortement déprimé à l'un de ses pôles. Un cytoplasme axoflagellaire est souvent présent et traverse ou non, selon les cas, le noyau (Pl. II fig. 2. Pl. XXXII fig. 1).

3° Intimement associés. L'axoplaste occupe le centre du noyau et la ou les microsphères, lorsqu'elles sont présentes, l'entourent. Le cytoplasme axoflagellaire fait généralement défaut (Pl. V et VI).

Il est permis de supposer qu'axoplaste et squelette microsphérien ont été progressivement incorporés au noyau à la suite d'une longue évolution « orthogénétique ». Mais aucun fait dûment établi ne permet d'admettre que les Centroaxoplastidiés dérivent des Sphaeroïdés actuellement réunis dans le groupe des Périaxoplastidiés. Un même processus orthogénétique en effet a pu se dérouler parallèlement chez des Sphaerellaires appartenant à diverses lignées.

C'est, chez les Périaxoplastidiés, que l'axoplaste est le plus développé. Il est plus réduit chez les Centroaxoplastidiés et parfois même en régression *(Spongosphaera streptacantha)*.

La structure intime du noyau diffère peu de celle que nous avons décrite chez les Anaxoplastidiés. Substance médullaire sidérophile et zone corticale claire, telles que nous les avons reconnues chez *Arachnosphaera*, s'observent nettement dans un certain nombre de formes (*Stigmosphaera*, Pl. I fig. 1, *Arachnostylus*, Pl. I fig. 7). Ailleurs elles sont moins évidentes parce que les chromosomes ou bien restent uniformément sidérophiles, ou bien au contraire ont des segments hétérochromatiques peu importants pelotonnés par places (Pl. VIII fig. 5, 6, 7 et Pl. VII fig. 5 et 8). Les aspects que revêt le noyau sont d'ailleurs, pour une même espèce, variables selon le stade de croissance. Mieux que de longues descriptions, les nombreuses photographies qui illustrent ce travail contribuent à en donner une idée au lecteur.

Dans le noyau des Centro- et des Périaxoplastidiés, les organisateurs nucléolaires (2 à 3 par noyau) élaborent presque uniquement de l'acide ribonucléique; seuls, en conséquence, des critères histochimiques (test de la pyronine et de la ribonucléase) permettent de caractériser les nucléoles. Dans ces derniers, le chromosome, contourné, reste ténu, ou du moins ne s'hypertrophie qu'au niveau de très courts segments. En ces points, et là seulement, le cortex s'écarte de la fibre chromonématique et s'imprègne de pyrénine. Prennent ainsi naissance de nombreux petits anneaux de pyrénine qui, après action du liquide de Mann, se détachent en rouge sur le fond du nucléole qui est bleu. Les nucleolonemata sont peu ou pas distincts.

Chez divers Discoïdes spongieux (Pl. XV fig. 9), la sécrétion de pyrénine est également localisée en des loci chromosomiques bien précis. Le fait montre que le cas des Périaxoplastidiés n'est pas isolé parmi les Sphaerellaires. Nous aurons l'occasion de nous étendre plus longuement sur ces faits dans un travail concernant Discoïdes et Larcoïdes.

Chez les Centroaxoplastidiés, il n'y a pas de nucléole. L'acide ribonucléique est élaboré simplement au niveau des extrémités hétérochromatiques de chromosomes morphologiquement comparables aux gros chromosomes de la médulla des Anaxoplastidiés. Il y a très rarement accumulation de pyrénine, cette dernière substance étant vraisemblablement utilisée par la cellule au fur et à mesure de sa synthèse (?).

CHAPITRE IV

LE CORPS EXTRACAPSULAIRE

Il y a peu à dire sur la morphologie du corps extracapsulaire. Tout Sphaerellaire est entouré d'une couche de gelée peu consistante (1) que limite extérieurement une pellicule fine, colorable en bleu par le Mann, et que nous homologuons à celle des Acanthaires. Cette couche est inégalement développée selon les cas. Chez *Cristallosphaera* par exemple, elle est pour le moins aussi importante que chez un Collodaire, et c'est en partie ce qui explique que ce Discoïde ait pu être décrit par Müller (1856) sous le nom de *Thalassicolla morum*. Chez divers Périaxoplastidiés, par contre, elle est réduite. L'ectoplasme dont nous avons indiqué l'origine se mêle plus ou moins intimement à la gelée. Ses principales inclusions sont : 1° les grains pigmentaires, 2° les proies et les résidus de la digestion, et enfin 3° occasionnellement des cellules symbiotiques : les Xanthelles.

Les pigments sont supportés par des corps jaunâtres (protidiques?), réfringents, généralement sphériques, et de taille parfois fort importante (Pl. XXII fig. 8 et Pl. XXVI fig. 5). Ils en occupent le cortex qu'ils parsèment de nombreuses gouttelettes diversement colorées selon les cas. Ils sont bleu-vert ou vert de mer chez divers *Cladococcus*, *Arachnosphaera oligacantha*, *Rhizoplegma radicatum*, brun chez *Arachnosphaera myriacantha*, rouge chez divers Spongosphaerides et Plegmosphaerides, noir chez *Lychnosphaera*... Nous ignorons tout de la nature chimique des pigments, et la seule chose que nous puissions indiquer à leur sujet, c'est qu'ils sont solubles dans l'alcool.

C'est dans la couche sarcodique périphérique, que sont digérées les proies (Pl. XXIV fig. 2). Celles-ci consistent essentiellement en Protistes divers, chlorophylliens surtout. Les résidus alimentaires persistent longtemps dans l'ectoplasme, mais celui-ci, dans bien des cas, contient, en outre, des sphérules jaunâtres ou verdâtres, souvent très nombreuses, distinctes des sphérules pigmentaires, dont l'ensemble fait songer au phaeodium d'un Phaeodarié. Ce phaeodium est tout particulièrement abondant chez *Spongosphaera* et *Rhizosphaera* par exemple.

Les Xanthelles s'observent chez la plupart des Périaxoplastidiés et chez quelques Centroaxoplastidiés. Les Anaxoplastidiés en sont dépourvus. Nous n'avons étudié ni leur cytologie, ni leur développement. Il semble toutefois qu'elles soient assez voisines de celles des Collodaires et qu'elles appartiennent vraisemblablement au groupe des Péridiniens.

(1) La gelée chez les formes à capsule lobée comble les espaces interlobaires (voir Pl. XLI fig. 5 : *Haeckeliella macrodoras*).

CHAPITRE V

LA REPRODUCTION SPOROGÉNÉTIQUE ET LA POLYPLOÏDIE DU NOYAU PRIMAIRE

Il est d'usage courant d'admettre que les Sphaerellaires ont un mode de reproduction comparable à celui des Collodaires. Une telle opinion repose cependant sur un malentendu. La sporogenèse n'a encore jamais été vue chez les Sphaerellaires, et les observations (celles de HERTWIG (1879) par exemple relatives à *Arachnosphaera* et *Rhizosphaera*, celles de MAST (1910) concernant *Arachnosphaera increscens* et *Octodendron*) qui lui sont rapportées concernent toutes l'évolution de parasites. La critique des données de nos devanciers n'offre cependant plus d'intérêt, les Protistologues semblant unanimes, de nos jours, à admettre que l'évolution anisosporogénétique est étrangère au cycle du Radiolaire (1). Ceci posé, il n'en est pas moins vrai que la multiplication des Sphaerellaires est une isosporogenèse dont les principales phases sont identiques à celles qui s'observent chez les Collodaires. Nous avons pu l'observer à loisir chez les Périaxoplastidiés *(Cenosphaera reticulata)*, les Centroaxoplastidiés *(Spongosphaera polyacantha)*, les Anaxoplastidiés *(Arachnosphaera, Diplosphaera)*, les Centrocubidés *(Centrocubus)* et les Discoïdés. La décrire dans le détail, nous amènerait à répéter ce que nous avons exposé dans notre travail sur les Collodaires. Nous nous bornerons donc, dans ce mémoire, à faire état de quelques observations particulières, tout en priant le lecteur de bien vouloir comparer nos nouveaux documents avec ceux que nous avons publiés en 1953.

Comme chez les Collodaires, ce sont essentiellement les modifications nucléaires qui, au cours du processus isosporogénétique, méritent de retenir l'attention. Elles affectent en premier lieu les nucléoles et l'axoplaste qui se lysent, et les chromosomes qui perdent leur chromaticité. L'évolution isosporogénétique commence donc par une phase d'épuration nucléaire à laquelle nous avons déjà fait allusion dans les pages précédentes. Quand prend fin cette épuration, l'infrastructure du noyau est en quelque sorte mise à nu, et l'insertion des chromosomes sur un centrosome intranucléaire devient nette (*Cenosphaera*, Pl. IV fig. 4, *Plegmosphaera*, Pl. VII fig. 1 et 2, *Arachnosphaera*, Pl. XII fig. 5). Débutent alors les cinèses et le processus d'émiettement des blocs polyénergides au sein de l'endoplasme. C'est enfin l'individualisation des noyaux secondaires ou noyaux des spores. Rien de bien différent dans le déroulement de ces phénomènes par rapport à ce que nous avons décrit pour les Collodaires. Il est donc inutile de nous y attarder, d'autant plus que la légende qui accompagne nos figures supplée largement à la brièveté de notre texte. Nous tenons cependant à insister sur le caractère polyploïde de tous les noyaux primaires des Radiolaires. Dans notre mémoire de 1953, nous pensions que ce noyau, si gros soit-il, conserve avant toute sporogenèse, le génôme caractéristique de l'espèce. Ce n'est qu'au moment de la reproduction, écrivions-nous, que le noyau devient polyénergide, les premières mitoses

(1) Pour l'évolution et le « cycle anisosporogénétique » des Sphaerellaires, consulter notre travail (1955) sur les Parasites et le cycle évolutif des Radiolaires publié dans le Bulletin de la Station de Castiglione.

sporogénétiques s'effectuant au sein du caryoplasme du noyau primaire qui conserve sa membrane. Actuellement, pour toutes les raisons exposées au chapitre III, nous ne maintenons pas ce point de vue. Il est impossible, avons-nous vu, que le noyau du trophozoïte adulte, dont le volume est environ trois ou quatre cents fois supérieur à celui de la spore initiale, ne compte pas plus de chromosomes que ce dernier. Le noyau primaire, en effet, contrairement à ce que nous imaginions, est très pauvre en nucléoplasme mais, par contre, bourré de filaments chromatiques. Ces derniers sont à ce point nombreux que nous en comptons plus de trois cents, convergeant sur le centrosome, sur une seule coupe mince (4 μ) d'un noyau présporogénétique de Thalassicolle (Pl. XVI fig. 1 et 2 et Pl. XVII fig. 1). Cela signifie que, sur la sphère archoplasmique, viennent s'insérer des milliers de chromonemata. Ce qui est vrai pour *Thalassicolla* l'est aussi pour *Thalassophysa*, *Arachnosphaera*, *Cenosphaera*. En conséquence, nous admettons, en accord avec les données de Hartmann et de Grell, qu'avant même le déclenchement des cinèses sporogénétiques, le noyau des Spumellaires est déjà un noyau polyploïde. La présence de chromosomes polytènes ou polyvalents, dans le noyau primaire nous incite également à considérer les premières divisions sporogénétiques comme des mitoses particulières s'inscrivant dans un cycle de dépolyploïdisation.

Le mode d'individualisation des spores, chez les Sphaerellaires, est calqué sur celui que nous avons décrit chez les Collodaires. Il n'y a pas progressive ou brusque individualisation de plasma autour de chacun des nombreux noyaux secondaires, mais fragmentation de toute la masse endoplasmatique en îlots d'importance inégale, les uns paucinucléés, les autres multinucléés. Auprès de chaque noyau viennent se localiser quelques sphérules lipidiques, voire des cristaux albuminoïdes, puis chaque centrosome, ou les blépharoplastes qui en dérivent, engendre très tôt, deux fouets (1) inégaux qui battent activement. Noyaux et cinétides à ce stade continuent à se multiplier et finalement les plasmodes s'égrènent en éléments monoénergides : les spores sont formées. Elles sont normalement libérées par rupture ou lyse de la capsule centrale. Les spores, fort voisines de celles des Collodaires, sont d'une très grande fragilité et, après quelques minutes d'observation, généralement se désintègrent. Aussi leur étude est-elle très délicate et n'avons-nous pu la mener à bien que dans quelques cas favorables, chez *Spongosphaera streptacantha* en particulier. Les figures que nous donnons de ces spores (Pl. XXXI fig. 9 et 10) (10 μ de long, 5 μ de large) nous dispenseront d'une description détaillée. Indiquons seulement que, des deux fouets, le plus long s'enroule autour du corps cellulaire à la manière d'une corde; ses battements impriment à l'animalcule un mouvement de rotation très rapide.

(1) Les spores des Nassellaires sont également hétérodynames (Pl. XXXI, fig. 11).

CHAPITRE VI

LE SQUELETTE

I. GÉNÉRALITÉS ET DÉFINITIONS

Le squelette des Sphaeroïdés est fait soit d'une, soit de plusieurs coques siliceuses, sphériques ou subsphériques, concentriques (1). Les coques, selon l'âge du Protiste, sont extérieures à la capsule centrale (coques corticales des auteurs) ou logent, au contraire, dans l'endoplasme ou le noyau (coques médullaires (2) des auteurs). Les coques sont généralement grillagées, à pores hexagonaux ou circulaires; elles peuvent être aussi spongieuses.

Les coques spongieuses, contrairement aux coques grillagées, ont une paroi épaisse. Elles résultent de l'enchevêtrement et de l'anastomose de nombreuses tigelles formant un réseau siliceux dont les mailles sont inégales et plus ou moins serrées. Leur contour est régulier ou non. Les trabécules qui prennent part à leur constitution sont parfois d'une grande ténuité; dans d'autres cas, au contraire, elles sont très épaisses. L'union des différentes coques se fait par l'intermédiaire de barres siliceuses radiaires, d'épaisseur variable, se correspondant ou non d'une coque à l'autre. La coque la plus périphérique porte souvent des épines; parmi celles-ci, il en est qui prolongent des trabécules sous-jacentes ou qui sont plus fortes, plus longues et souvent tricarénées : ce sont les spicules.

Les coques résultent de la ramification soit de spicules, soit d'épines, soit des deux à la fois. Parmi elles, MAST (1910) distingue la coque primaire, les coques médullaires, les coques secondaires et enfin les coques tertiaires. La coque primaire serait l'homologue de celle des Monosphaeridés; elle existerait chez tout Sphaeroïdé. Les coques médullaires, toujours de petit diamètre, s'individualiseraient en dedans d'elle. Les coques secondaires et tertiaires (ainsi nommées selon qu'elles naissent aux dépens soit d'épines, soit de spicules) se formeraient au contraire en dehors d'elle (3).

Malgré l'intérêt qui s'attache aux données de MAST (voir chapitre phylogénie), nous croyons délicat de faire nôtres, les définitions de cet auteur. Sans doute est-il fort possible que chez un Sphaerellaire à nombreuses coques, la plus interne de ces dernières (lorsqu'il ne s'agit pas de coque médullaire au sens de MAST, c'est-à-dire de coque à diamètre inférieur à 50 μ), soit l'homologue de la coque d'un *Cenosphaera*, mais nous ne pouvons le certifier.

En conséquence, nous préférons adopter une terminologie qui ne préjuge en rien de l'homologie des coques. Selon qu'elle dépasse ou non un diamètre de 50 μ, la coque la plus interne d'un Sphaerellaire sera désignée, soit sous le nom de *macrosphère*, soit sous celui de

(1) Chez *Excentroconcha* (Pl. XLIII fig. 1 et Pl. XLIV fig. 1) les deux coques, par exception, ne sont pas concentriques.

(2) Certains Micropaléontologistes ont mis en doute l'existence de coques intracapsulaires chez les Sphaerellaires; leur opinion, comme nous le montrons ci-dessous, ne se justifie pas.

(3) Plus rarement, des coques nommées également secondaires, pourraient s'interposer entre la coque primaire et les coques médullaires.

microsphère. Il n'y a à cela rien d'arbitraire, car les formes pourvues de microsphère appartiennent toutes, nous le montrerons, à des lignées évolutives particulières. Nous appellerons, par ailleurs, coque corticale, toute coque englobant une microsphère ou une macrosphère, quelle que soit sa nature, ou ses relations avec le corps mou.

II. ORIGINE ET MODE DE SÉCRÉTION DU SQUELETTE

Le squelette des Sphaerellaires, nous le savons, est construit selon un plan géométrique bien défini. Il extériorise manifestement une cytoarchitectonique cellulaire propre à chaque espèce. La question se pose donc de connaître les modalités de sa formation et son origine. Sur ces deux points, les documents de la littérature sont à peu près muets. Quelques indications fort intéressantes sont cependant consignées dans un mémoire de Enriques (1931) et dans le Traité de d'Arcy-Thompson (On Growth and Form, 1943).

Selon Enriques, on pourrait reconnaître, chez les Radiolaires, trois modalités distinctes de la formation du squelette : *formation pelliculaire* chez les Collosphaerides, *formation simultanée* et *progressive tangentielle* chez les Sphaerellaires. Dans tous les cas, le dépôt de silice serait en quelque sorte canalisé grâce à la préexistence d'un moule organique. On peut imaginer, à la manière de d'Arcy-Thompson, que la pellicule ectoplasmique du Radiolaire présente, juxtaposées d'une façon régulière, un certain nombre de vésicules. Celles-ci, par suite des forces de tension superficielle, se déforment, deviennent prismatiques, tandis qu'en leur point de jonction, se dépose la silice. Un réseau hexagonal se forme; selon les circonstances, il s'épaissit ou non et, à l'occasion, se transforme en un gâteau alvéolaire dont les mailles restent polygonales ou deviennent circulaires.

La coque est rarement lisse; bien souvent, elle porte soit des épines, soit des spicules radiaires. Les unes et les autres semblent sortir du corps protoplasmique, telles des aiguilles fichées dans le Protiste. En fait, l'observation vitale révèle qu'ils ne sont pas nus; constamment ils servent d'axe à de longs pseudopodes qui s'étendent loin au-delà de leur extrémité libre. Enriques, très scrupuleusement, a déjà noté le fait avant nous. Spicule et pseudopode ont à peu près le même indice de réfraction et seule une circulation de granules permet de déceler l'existence d'une gaine organique enrobant l'axe siliceux. Un choc imprimé à la préparation provoque la rétractation du pseudopode et laisse temporairement à nu le squelette. Après quelques minutes de repos, réapparaît l'enveloppe ectoplasmique. Cela, on se l'explique très bien; le nombre des pseudopodes chez un Sphaerellaire est fonction de celui des fusules portées par la membrane capsulaire. Il est fixe. Fixe aussi, par conséquent, et immuable se trouve la position de chacun d'eux. Cette donnée essentielle qui jusqu'ici avait échappé aux auteurs, souligne les rapports unissant architectonique cellulaire et organisation squelettique.

Les coques corticales s'individualisent, nous le verrons, à partir des carènes spiculaires, aux dépens de branches qui s'anastomosent. Elles ne se forment qu'à un moment bien précis de la croissance de l'organisme. Il est permis d'imaginer qu'elles s'édifient alors comme la macro- ou la microsphère, dans l'ectoplasme. Qu'à ce niveau, siègent des alvéoles semblablement disposés aux précédents, alors la deuxième coque sera morphologiquement semblable à la première. Qu'au contraire, ils soient plus petits, empilés les uns sur les autres, ou disposés par groupes, alors elle affectera des structures diverses. Qu'en place d'alvéoles, il y ait des veines anastomosées, et un tissu spongieux prendra naissance.

A cet exposé, si séduisant qu'il puisse paraître, on reprochera sans doute l'aspect théorique. Peu de faits, certes, viennent l'étayer, et il est bien difficile de reconnaître, dans la couche ectoplasmique, des structures préfigurant le squelette siliceux. Pour notre part, nous n'en avons jamais vu, ni sur le vivant, ni sur préparations fixées. Il est bien probable qu'il n'y en a pas. Ce qui existe sans doute, c'est une certaine architecture cytoplasmique, un réseau submicroscopique dont les caractéristiques physico-chimiques sont telles (1) que les ions $Si\ O_3^{--}$ précipitent à son niveau sous forme de silice amorphe. Le dépôt même de la silice est un phénomène rapide et, en aucun cas, les formations squelettiques ne sont précédées par un stade pelliculaire ou demi-silicifié.

Les éléments du squelette sont grêles à l'origine. Lorsqu'ils s'épaississent secondairement, c'est par dépôt additif de substances minérales solides. Une coque épaisse à pores circulaires succède généralement à une coque grêle à mailles hexagonales. Un spicule tricaréné massif n'est tout d'abord qu'une baguette siliceuse ténue. Le fait est particulièrement net chez *Tetrapetalon*. Chez *Stigmostylus*, toutefois, où le nombre de spicules peut dépasser six, les spicules surnuméraires naissent d'emblée épais, du moins le croyons-nous.

III. CROISSANCE DU SQUELETTE : RAPPORTS DU SQUELETTE AVEC LA CAPSULE CENTRALE

a) Données bibliographiques.

Nos connaissances actuelles sur le développement du squelette chez les Sphaeroïdés restent fragmentaires, voire contradictoires. A défaut d'avoir pu suivre le cycle évolutif de ces Protistes, on s'est, en effet, contenté jusqu'ici de sérier quelques stades de croissance récoltés au hasard des pêches planctoniques ou du tri des sédiments.

Selon Haeckel, qui a eu à sa disposition le riche matériel de l'expédition du Challenger, les éléments du squelette, quelle qu'en soit la localisation chez le Protiste adulte, auraient une origine ectoplasmique. Il existerait des coques médullaires, mais seul l'accroissement de volume de la capsule centrale rendrait compte de la présence de celles-ci au sein de l'endoplasme. D'autre part le squelette présenterait toujours une croissance centrifuge : la coque la plus interne serait la plus anciennement sécrétée et, inversement, la plus corticale serait la dernière à s'être individualisée.

Schwartz (1934) étudiant les Radiolaires fossilisés dans les lydiennes du Carbonifère, admet également l'origine ectoplasmique du squelette; il affirme, par contre, qu'à aucun moment, ce dernier n'est en contact avec le contenu de la capsule centrale, avec l'endoplasme. Tout en reconnaissant qu'autour d'une coque primaire, peuvent apparaître, par croissance centrifuge, une ou plusieurs coques secondaires, Schwartz admet la possibilité d'une croissance centripète du squelette. Dans certains cas, il y aurait sécrétion d'éléments squelettiques se dirigeant vers le centre. Ces derniers seraient susceptibles ou bien de se rejoindre et de se souder en un point proche du centre, ou bien de se ramifier en formant une coque secondaire. La membrane capsulaire sous la poussée du squelette serait peu à peu refoulée; la capsule centrale occuperait finalement l'espace situé entre les deux coques. Elle pourrait

(1) Répartition déterminée des radicaux acides dans une longue chaîne protidique ou *p*H acide de la phase liquide intermoléculaire par exemple.

alors affecter des contours variés du fait même qu'en aucun cas, elle ne se laisserait pénétrer par des éléments siliceux. De toute façon, la coque la plus interne d'une série de coques concentriques ne serait pas obligatoirement la première sécrétée.

DEFLANDRE, plus récemment (Traité de Zoologie de P.P. GRASSÉ), croit à l'origine centripète de la coque interne chez certains Sphaerellaires du Tertiaire de l'île de la Barbade. Il serait difficile de concevoir un autre processus, écrit-il, « lorsque, sériant des coquilles de *Stylospharea laevis* (Ehr.), [*Druppatractus laevis* (Ehr.) (HAECKEL)], on observe la coque corticale primaire sans traces d'éléments internes, puis la présence de délicates baguettes issues de cette coquille, dirigées vers le centre, enfin l'organisme muni d'une coque médullaire complète, engendré par ramifications terminales de ces baguettes. Selon la classification morphologique de HAECKEL, le premier individu appartient au genre *Ellipsostylus* et l'adulte au genre *Druppatractus*. Un développement analogue s'observe chez *Stylosphaera flexuosa* et, dans ce cas particulier, la croissance centrifuge secondaire paraît ne se déclencher qu'après l'achèvement des éléments internes (trabécules et coque médullaire) engendrés par croissance centripète. En effet, on voit par sériation, que les individus les plus développés possèdent de fortes épines mousses hérissant la coque tandis que les plus jeunes, à coque corticale lisse, sont dépourvus de coque médullaire. Celle-ci apparaît donc avant les épines, la formation centrifuge de ces dernières étant par conséquent tardive, comme l'est aussi la sécrétion d'une curieuse collerette très loin de la coque, près de la pointe d'une des cornes flexueuses... ».

Nos recherches personnelles concernant le mode de formation et la croissance du squelette chez les Sphaeroïdés, sont loin d'être en tous points satisfaisantes. Elles laissent encore subsister de grandes lacunes; sur certains points cependant, elles apportent, nous semble-t-il, quelques intéressantes précisions ou confirmations.

b) Processus de médullarisation des coques.

Parlons tout d'abord des coques médullaires. Ces coques, on le sait, ont été ainsi nommées, non à cause de leur position centrale, mais parce qu'elles logent dans la « medulla » du Protiste, dans la capsule centrale. Le fait est-il exact? Nous répondons catégoriquement par l'affirmative. Selon leur diamètre, elles sont soit endoplasmiques, soit endonucléaires. Il est très fréquent de les observer et elles se rencontrent entre autres, chez *Actinomma mediterranensis*, *Rhizosphaera*, *Spongosphaera* et genres voisins, *Centrocubus*, *Octodendron*... N'oublions pas de préciser que les coupes histologiques permettent d'affirmer que les spicules radiaires issus de ces coques ne refoulent pas la membrane capsulaire mais perforent de toute évidence cette dernière.

L'origine de ces coques médullaires pose évidemment un problème. Représentent-elles des coques primitivement corticales, sécrétées par l'ectoplasme? Sont-elles nées, au contraire, au sein de l'endoplasme ? Dans quelques cas, leur origine corticale est certaine. L'exemple fourni par *Arachnosphaera* est probant. Ce Protiste que nous avons maintenu en élevage au laboratoire n'a tout d'abord qu'une coque corticale (Pl. LV fig. 3). D'autres coques, corticales également, se forment au fur et à mesure de la croissance du Protiste mais, durant cette dernière, on assiste à leur médullarisation progressive. Le tableau ci-joint (1) permettra au lecteur d'apprécier les différentes phases de ce processus en fonction de la taille atteinte par la

(1) CC = capsule centrale. — C1 = coque corticale d'ordre 1. — C 2 = coque corticale d'ordre 2, etc. — ext. = coque extracapsulaire. — int. = coque intracapsulaire. — T. = coque tangente à la capsule. — a = coque en voie d'individualisation.

CC	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6
55 µ	80 ext.					
55	78 ext.					
68	78 ext.					
68	78 ext.	120				
75	75 int.	130				
75	80 ext.	170				
78	78 ext.	135				
85	75 int.	125				
90	80 »	150				
90	75 »	180	250 a			
95	75 »	145				
95	78 »	135				
95	80 »	140				
95	70 »	130				
95	75 »	125				
95	82 »	170				
95	80 »	160				
100	75 »	130				
100	90 »	170	220 a			
100	75 »	140	220 a			
100	82 »	160	230			
100	75 »	150	230			
105	80 »	140				
105	85 »	175				
105	90 »	190	280 a			
105	80 »	150	220			
105	72 »	160	220			
105	75 »	135	190			
105	80 »	120	180			
110	80 »	190	290 a			
110	88 »	160	240			
110	85 »	160	245			
110	88 »	180	260			
110	80 »	160	230			
110	90 »	170	230			
110	85 »	160	240	330 a		
115	75 »	125	190			
115	85 »	170	240			
120	85 »	160	230 a			
120	85 »	160	250			
120	85 »	180	260			
120	88 »	170	260			
120	85 »	170	255			
125	80 »	150	200			
125	80 »	160	220			
125	70 »	130	180			
125	82 »	170	280			
125	82 »	170	245			
125	88 »	178	260			
125	85 »	160	260	340		
130	85 »	180	250			

CC	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6
130	88 »	170	250			
130	90 »	170	245	330 a		
130	70 »	130	165	230		
135	85 »	170	260			
135	80 »	165	255			
135	88 »	180	260			
138	75 »	138	200	250		
140	80 »	170	250			
140	85 »	160	250			
140	90 »	155	215			
140	90 »	155	230	300 a		
140	88 »	170	240	320 a		
140	85 »	170	260	320 a		
140	85 »	170	260	340 a		
140	85 »	180	250	330 a		
140	80 »	140	220	300		
140	85 »	160	230	320		
145	80 »	160	250			
145	85 »	165	240	330 a		
145	70 »	135 int.	215	280		
150	82 »	155 T.	220	310 a		
150	85 »	160 T.	250	340 a		
150	85 »	160 T.	260	320 a		
150	87 »	170 T.	240	320 a		
150	85 »	160 T.	250	340 a		
150	75 »	132 int.	190	300		
155	82 »	160 T.	240	330		
155	75 »	125 int.	200	270		
155	88 »	155 T.	230	300		
158	90 »	160 T.	240	325		
160	75 »	150 T.	230	320 a		
160	85 »	160 T.	240	340		
160	85 »	170 T.	260	350		
160	85 »	150 int.	220	310		
165	80 »	165 T.	250	330		
165	82 »	165 T.	250	320 a		
165	80 »	150 int.	220	300	370 a	
165	78 »	150 int.	240			
170	90 »	170 T.	250	350		
170	85 »	165 T.	255	340 a		
170	82 »	160 T.	240	330	390 a	
170	70 »	135 int.	195	270		
170	80 »	160 int.	240	330		
170	80 »	150 int.	230	320		
175	85 »	175 T.	250	330		
175	85 »	175 T.	270	350		
175	80 »	150 int.	230	310	420 a	
180	85 »	170 int.	240	330	410 a	
180	90 »	175 int.	250	340		
180	88 »	170 int.	250	330	420 a	
180	88 »	170 int.	245	340		

CC	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6
185	85 »	155 int.	240	325		
185	90 »	175 int.	250	310	360 a	
190	86 »	150 int.	220	280	370	
190	90 »	180 int.	250	330	410 a	
190	75 »	148 int.	230	320	390 a	
190	80 »	170 int.	250	340	390 a	
195	80 »	155 int.	240	330		
200	88 »	160 int.	240	340	420 a	
200	90 »	170 int.	240	330	395 a	
200	88 »	170 int.	260	360	420 a	
205	90 »	180 int.	280	370		
210	85 »	170 int.	245	330	490 a	
210	90 »	180 int.	260	360	430 a	
210	90 »	180 int.	260	320	395 a	
210	88 »	170 int.	240	330	400 a	
220	85 »	170 int.	250	340	420 a	
220	85 »	160 int.	235 T.	320	400	430 a
230	85 »	160 int.	250	350	410 a	
230	85 »	185 int.	290	360	420 a	
230	82 »	160 int.	230 T.	290	360	410 a
240	85 »	160 int.	240 T.	340	420 a	
240	85 »	160 int.	240 T.	340	420 a	
250	80 »	160 int.	250 T.	350	440 a	
260	90 »	170 int.	260 T.	340	420 a	
320	80 »	180 int.	260 int.	340 T.	430	500 a
365	90 »	180 int.	270 int.	365 T.	430	510 a sporulation

capsule centrale. De même chez *Cladococcus*, l'unique coque est primitivement corticale et ne devient que secondairement médullaire. D'autres exemples pourraient être cités *(Haeckeliella)*. Ils n'ajouteraient rien de plus à l'éloquence des faits.

Ne nous hâtons cependant pas de généraliser. Il est des cas, nombreux, où un accroissement de volume de la capsule centrale, si considérable soit-il, n'est pas suivi de la médullarisation des coques (1). La capsule, une fois devenue tangente à l'une de ces dernières, s'immisce, puis filtre au travers des pores. Elle se digite, se couvre d'autant de papilles ou lobes qu'il y a de pertuis à franchir et reste ainsi, la vie durant du Protiste; *Rhizoplegma*, *Diplosphaera* et formes affines, *Elaphococcus* peuvent être cités en exemples. Chez *Haeckeliella*, la coque la plus interne se trouve absorbée par l'endoplasme, la seconde coque, par contre, ne subit jamais de médullarisation : en en franchissant les limites, la capsule centrale se lobe tout comme elle le fait au niveau de C1 chez les Macrosphaerides. Nous ne savons trouver de raisons valables à ces diverses modalités de la croissance; il apparaît toutefois que l'obstacle offert par la coque ne soit pas seul à commander la morphologie cellulaire.

(1) Cette observation est en parfait accord avec les données de MAST (p. 147) (1910).

Considérons maintenant les coques médullaires de petite taille telles qu'on les observe dans les genres *Actinomma, Spongosphaera, Hexacontium*, etc. De telles coques sont-elles aussi d'origine corticale? Il se peut, nous inclinons même à le croire. Pour l'affirmer, il faudrait cependant en suivre la formation, l'endoplasme pouvant, après tout, être susceptible au même titre que l'ectoplasme, de « sécréter » la silice. Quant aux coques intranucléaires, qu'elles logent au sein de la matière chromatinienne de façon toute secondaire, qu'elles ne tiennent leur situation particulière qu'au simple accroissement de volume du noyau, le fait nous paraît indubitable.

Chez *Centrocubus* et *Octodendron*, la coque médullaire reste toujours extranucléaire. Au cours de sa croissance, elle refoule latéralement le noyau, déforme celui-ci, mais jamais ne le pénètre. Si jeunes qu'aient été les stades évolutifs d'*Octodendron* observés par nous, la coque était toujours médullaire; sa position parfois très proche de la membrane capsulaire nous laisse cependant supposer qu'elle a pris naissance initialement en dehors de la capsule centrale, tout comme celle des *Excentroconcha*.

c) Croissance centrifuge du squelette.

Une connaissance exacte de la croissance du squelette offre un gros intérêt pour le taxonomiste. L'exemple suivant en témoignera : supposons deux Radiolaires fossiles très voisins morphologiquement, mais dont l'un possède une coque médullaire, l'autre pas. L'existence d'une croissance centripète du squelette une fois admise, on peut faire dériver ces deux formes l'une de l'autre, et les considérer comme appartenant à la même espèce, mais à deux stades évolutifs distincts. Une croissance centrifuge du squelette est-elle, au contraire, seule reconnue, les exemplaires considérés, malgré leur similitude, doivent être classés dans des genres différents. HAECKEL et la majorité des classiques pensent que le squelette a toujours une croissance centrifuge. SCHWARTZ et DEFLANDRE, par contre, inclinent à penser qu'il existe également une croissance centripète.

Nous avons apporté un soin tout particulier à l'étude du développement du squelette, dans la mesure tout au moins où notre matériel le permettait. Toutes nos données (1) nous laissent penser que, d'une façon très générale, le squelette se développe en direction centrifuge; toujours, la coque la plus interne est la première à s'individualiser, les coques secondaires naissant à partir des ramifications soit des spicules, soit des épines. Les figures qui illustrent notre travail, mieux que de longues descriptions, justifient une telle conception.

Contre elle, certains Paléontologistes, nous l'avons vu, font état des arguments suivants :

1° Présence chez quelques Sphaerellaires fossiles à coque corticale épaisse, de trabécules internes, reliées ou non dans la région centrale et dont l'aspect grêle semble traduire l'individualisation tardive, donc l'origine centripète. De telles trabécules pourraient être à l'origine d'une coque secondaire; 2° Existence de capsules centrales plissées et déformées sous l'effet de la croissance du squelette; 3° Présence de formes intermédiaires entre espèces pourvues d'une coque médullaire et celles qui n'en ont pas.

---

(1) Elles se rapportent principalement aux genres suivants : *Rhizosphaera* (Pl. IL et LI), *Actinomma, Actinosphaera, Hexacontium* (Pl. LI, fig. 5), *Tetrapetalon* (Pl. XXXIX et Pl. XL), *Heliaster, Arachnosphaera, Diplosphaera, Spongosphaera* (Pl. XLV).

Aucun de ces arguments ne nous paraît susceptible d'être retenu et voici pourquoi :

1° Les formes fossiles ne sont pas seules à posséder des fibrilles siliceuses ténues, partant de la région centrale et venant s'unir à une coque épaisse. De nombreux genres actuels (*Stigmostylus*, Pl. LXI fig. 1 ; *Hexastylus*, Pl. XLII fig. 1-2-4-5 ; *Stigmosphaera*, Pl. XL fig. 1) en présentent; mais pour grêles qu'elles soient, ces fibrilles ne sont pas des formations secondaires. C'est par elles, au contraire, que débute la construction du squelette. Chez *Tetrapetalon* ou *Heliaster* (Pl. XXXIX et XLI), les fibrilles s'anastomosent au centre de la capsule de manière à déterminer la formation d'une coque médullaire, très délicate, d'un type primitif. Or, dans ces formes également, coque médullaire et fibrilles existent — avant que ne soit individualisée la coque corticale (Pl. XL fig. 2).

2° Schwartz reconnaît l'existence d'une membrane capsulaire épaisse dans les Radiolaires fossiles tels que *Staurosphaera*, *Staurolonche*, *Carposphaera*, *Hexalonche* sp. Cette observation nous étonne. Contrairement à certaines affirmations courantes, la membrane capsulaire des Sphaerellaires est en effet toujours des plus ténues; c'est une pellicule infime, épaissie au niveau des fusules seulement. Elle n'a rien de commun avec la membrane résistante à double contour qui se rencontre chez une Thalassicolle ou les Collodaires voisins. Nous avons, en conséquence, quelques difficultés à nous persuader que la membrane figurée par Schwartz soit réellement celle de la capsule centrale. Il est hors de doute (1), par ailleurs, que la capsule centrale chez les Sphaeroïdés actuels est, soit sphérique, soit très régulièrement lobée. Elle est toujours centrale ou subcentrale. Jamais elle n'affecte des contours aussi compliqués que le laisseraient croire les dessins de Schwartz. Les *Hexalonche* (2) ou les *Carposphaera* du Carbonifère différeraient-ils de ce point de vue, de nos actuels *Hexalonche* ou *Carposphaera*? Nous ne le pensons pas. Haeckel a sans doute décrit chez deux Sphaerellaires actuels, *Hexacontium* et *Heliodiscus*, une capsule centrale contournée, située entre la coque corticale et la coque médullaire, mais nous nous sommes assurés que les données de cet auteur étaient inexactes (voir Pl. LIII fig. 1). Comme il existe fréquemment chez les Sphaerellaires des parasites nombreux, souvent plasmodiaux, de forme tourmentée, susceptibles de se substituer entièrement à la capsule centrale, nous voulons croire que nos devanciers ont confondu par mégarde ces parasites avec la capsule centrale.

3° Le fait qu'il existe parmi les Sphaerellaires fossiles, des formes intermédiaires entre celles qui possèdent une coque médullaire et celles qui n'en ont pas ne saurait être mis en doute. Nous ne pouvons malheureusement en discuter faute d'observations personnelles.

Dans le cadre des Radiolaires actuels une dernière donnée, relative à la possibilité d'une croissance centripète du squelette, mérite d'être examinée. Chez tous les *Arachnosphaerinae*, la coque primaire (Pl. LVII fig. 1; Pl. LVI fig. 1, etc.) porte au côté interne un certain nombre de fines trabécules siliceuses, se terminant librement par une extrémité renflée. Elles sont extracapsulaires dans les jeunes exemplaires, mais perforent la capsule dans les trophozoïtes âgés; elles s'arrêtent parfois dans l'endoplasme, mais souvent s'immiscent dans le noyau en *refoulant* la membrane de ce dernier. De telles invaginations nucléaires,

(1) Sur ce point, nos observations sont d'ailleurs conformes à celles de Haeckel ou d'Hertwig par exemple.

(2) Si l'on s'en tenait à la nomenclature classique, les Sphaerellaires que nous nommons *Tetrapetalon* devraient se nommer *Hexalonche*.

particulièrement nettes sur coupes histologiques (Pl. XII fig. 1) plaident, à priori en faveur d'une croissance centripète des trabécules. Mais, on conviendra, on peut tout aussi bien admettre que c'est le noyau en augmentant de volume, qui est venu à la rencontre de baguettes siliceuses et s'est moulé sur elles.

Il n'y a donc en définitive aucun fait d'observation permettant d'affirmer la possibilité d'une croissance centripète du squelette des Sphaerellaires, du moins dans les formes actuelles.

IV. SQUELETTE ET SYSTÉMATIQUE

Depuis HAECKEL, on distingue classiquement parmi les Sphaerellaires quatre sous-ordres, ou mieux quatre super-familles : Sphaeroïdés, Prunoïdés, Discoïdés et Larcoïdés. Les coques sont sphériques ou subsphériques chez les Sphaeroïdés, ovoïdes ou cylindriques au contraire chez les Prunoïdés. Chez les Discoïdés, elles sont lenticulaires; elles ont la forme d'un ellipsoïde lenticulaire chez les Larcoïdés. Comme divers Protistologues l'ont déjà suggéré, les cadres de cette systématique sont à juste raison critiquables. Selon DEFLANDRE, la distinction fondamentale entre Sphaeroïdés et Prunoïdés n'existerait pas : bien des Sphaeroïdés, écrit cet auteur, ont une coque qui n'est pas sphérique, mais plus ou moins ellipsoïdale ou prunoïde (dans les genres *Stylosphaera* et *Amphisphaera* notamment); chez des Prunoïdés, par contre, on trouve des coques internes parfaitement sphériques; mieux, *Amphisphaera heteropyxis* (du tertiaire de la Barbade) possède une coque moyenne elliptique intercalée entre une coque centrale et une coque corticale sphérique. Georges DEFLANDRE est, en conséquence, partisan d'adopter sans réserve l'opinion de HAECKER (1908) qui réunit dans les Stylosphaeridés (1) *sensu lato*, les formes sphériques et les formes elliptiques.

Nos propres observations font également apparaître le caractère artificiel des grandes subdivisions établies par HAECKEL. Elles restent cependant trop fragmentaires pour nous autoriser dès maintenant à des remaniements systématiques d'importance.

Dans le présent travail, nous n'avons d'autre prétention que d'apporter un certain nombre de précisions sur l'évolution et les rapports phylogénétiques des seuls Sphaeroïdés. Encore avons-nous dû négliger les groupes des Stylosphaeridés et des Staurosphaeridés, faute d'avoir pu nous procurer leurs représentants à l'état vivant. C'est dire les lacunes qu'il reste encore à combler et la fragilité des conceptions taxonomiques auxquelles nous nous sommes arrêtés d'une façon provisoire.

La classification des Sphaeroïdés, telle qu'elle a été imaginée par HAECKEL, repose essentiellement sur la constitution du squelette. Elle se fonde tout spécialement, comme l'indique le tableau de la page 67 : 1° sur le nombre et la position corticale ou médullaire des coques; 2° sur le nombre des spicules radiaires. Son utilisation permet toujours d'aboutir d'une façon quasi systématique à une détermination; mais ce n'est pas toujours la bonne ! Le nombre des coques et celui des spicules sont, en effet, le lecteur s'en doute, fonction du stade de croissance du Radiolaire. Méconnaître cette notion fondamentale, c'est courir au-devant de graves erreurs. C'est être assuré par exemple de confondre de jeunes *Diplosphaera* (Pl. LV fig. 4) ou *Arachnosphaera* avec des *Acanthosphaera*, d'incorporer les *Tetrapetalon* qui n'ont encore que six spicules aux Cubosphaeridés, ceux qui en ont huit ou dix aux Astrosphaeridés...

(1) Il s'agit d'une famille de Sphaeroïdés dont les représentants ont une coque pourvue de deux spicules polaires.

Par ailleurs, la position, corticale ou médullaire des coques, varie également selon l'âge du Protiste et ne peut donc être prise comme critère taxonomique. Il y a plus : les affinités des Sphaeroïdés, révèle la cytologie, ne sont fonction ni du nombre de coques, ni de celui des spicules. Du point de vue squelette, toute une série de modèles structuraux, assez voisins les uns des autres, sinon identiques, se retrouvent en effet, aussi bien chez les Périaxoplastidiés, les Centroaxoplastidiés que les Anaxoplastidiés; une telle convergence, ou si l'on préfère un tel parallélisme suggère la dérivation des trois lignées actuelles de Sphaeroïdés à partir d'une souche ancestrale commune. Nous discutons de ce problème de phylogénie dans un autre chapitre.

La nature des coques, grillagées ou spongieuses, est elle-même bien souvent sans grand intérêt systématique. En conséquence, réunir, comme on le fait couramment, tous les Sphaeroïdés à coque corticale spongieuse en un même groupe, voire en plusieurs groupes si l'on tient compte du nombre des spicules, conduit à de véritables absurdités. *Spongopila*, *Rhizoplegma* et *Lychnosphaera*, par exemple, ne sont pas des Spongosphaeridés, mais méritent d'être rapprochés des Diplosphaeridés. *Rhizosphaera*, lui aussi, n'a rien de commun avec *Spongosphaera*; il trouve sa place à côté d'*Actinosphaera (Haliomma pro parte)*. *Arachnostylus*, quant à lui, malgré son tissu spongieux, est voisin de *Cenosphaera* ou de *Tetrapetalon* qui ont tous deux des coques grillagées.

Il convient donc d'établir une classification tenant compte : 1° de l'ontogenèse du squelette; 2° des principes directeurs fournis par la cytologie. La structure cytologique des Sphaeroïdés, nous pouvons même dire des Sphaerellaires, est liée en effet à certaines particularités du squelette. Il existe une relation constante entre la structure et la taille de la coque interne d'une part et la morphologie du complexe nucléo-axoplastique d'autre part.

Chez les Anaxoplastidiés, la coque la plus interne, toujours extranucléaire, est le plus souvent d'un diamètre égal ou supérieur à 80 μ (macrosphère) et à mailles hexagonales. Des trabécules, fines et sinueuses, sans relation avec les spicules, en partent au côté interne et s'arrêtent isolément soit dans l'endoplasme, soit dans la région nucléaire. Plus rarement la coque est petite (microsphère), mais alors, elle est cubique, centrale, extranucléaire.

Chez les Centroaxoplastidiés, la coque la plus interne est toujours très petite (1), intranucléaire, d'un diamètre souvent inférieur à 30 μ (microsphère). Les spicules qui en partent ont toujours une insertion indépendante. La microsphère exceptionnellement fait défaut mais alors, tout le squelette est fait de tissu spongieux.

Chez les Périaxoplastidiés, il y a ou non, selon les cas, une microsphère. Quand cette dernière est présente, elle est soit cubique et extracapsulaire, soit médullaire. Lors de cette dernière éventualité, les spicules qui en sont issus s'échappent en partie d'un même point nodal. En l'absence de microsphère, le squelette est réduit à une coque, au côté interne de laquelle les spicules se continuent par autant de fibrilles allant s'unir au centre du Protiste. Lorsque ces fibrilles viennent à manquer, cas qui est exceptionnel, la coque, irrégulière, molle, déformable, à trame non hexagonale, est également dépourvue d'épines et de spicules.

Les trois grands groupes de Sphaeroïdés étant ainsi délimités, on peut, en tenant compte de leurs affinités respectives, grouper les principaux genres de la manière suivante :

(1) La présence chez les Sphaerellaires d'une coque interne de très petite taille n'implique pas obligatoirement l'existence d'un axoplaste. Chez les Discoïdés, des genres *Excentrodiscus* et *Astrophacus*, existe une très petite coque excentrique : elle est extranucléaire et l'axoplaste fait défaut (Pl. LXII, fig. 1, 2, 3 et 6).

	Pas de Spicules	2 Spicules	4 Spicules	6 Spicules	Plus de 8 Spicules
	LIOSPHAERIDÉS	STYLOSPHAERIDÉS	STAUROSPHAERIDÉS	CUBOSPHAERIDÉS	ASTROSPHAERIDÉS
1 coque MONOSPHAERIDÉS	— pores de la coque non prolongés par des tubes : Cenosphaera : Stigmosphaera — pores prolongés par des tubes [tubes externes : Ethmosphaera tubes internes : Sethosphaera	— 1 anneau siliceux reliant les deux spicules : Saturnalis — pas d'anneau [spicules égaux : Xiphosphaera spicules inégaux : Xiphostylus	— spicules égaux : Staurosphaera — spicules égaux 2 à 2 : Staurostylus — 1 spicule plus gros que les autres : Stylostaurus	— spicules égaux : Hexastylus — spicules inégaux [1 paire sp. différents des 2 autres : Hexastylarium les 3 paires sont différentes : Hexastylidium	— épines non branchues [semblables : Acanthosphaera de 2 sortes : Heliosphaera — épines en tubes coniques : Conosphaera — entre les épines, pores prolongés en tubes : Coscinomma — épines branchues [ramifications latérales : Cladococcus dichotomisées : Elaphococcus
2 coques DIOSPHAERIDÉS	— 1 coque médullaire et 1 corticale : Carposphaera — 2 coques corticales rapprochées l'une de l'autre : Liosphaera	— pas d'anneau de Saturne [spicules égaux : Stylosphaera spicules inégaux : Sphaerostylus — 1 anneau de Saturne : Saturnulus	— spicules égaux [simples : Staurolonche branchus : Staurancistra — spicules égaux 2 à 2 : Staurolonchidium — 1 spicule plus gros que les autres : Stauroxiphos	— spicules égaux [simples : Hexalonche branchus : Hexancistra — spicules inégaux [1 paire sp. différents des 2 autres : Hexaloncharium les 3 paires sont différentes : Hexalonchidium	— 1 coque corticale et 1 coque médullaire [épines simples égales : Haliomma épines simples de 2 sortes : Heliosoma épines branchues : Elatomma — 2 coques corticales [pas d'épines second. : Leptosphaera épines sec. internes : Diplosphaera épines sec. externes : Drymosphaera épines ext. et int. : Astrosphaera
3 coques TRIOSPHAERIDÉS	— 2 coques médullaires et 1 corticale : Thecosphaera — 1 coque médullaire et 2 corticales : Rhodosphaera	— pas d'anneau de Saturne [spicules égaux : Amphisphaera spicules inégaux : Amphistylus — 1 anneau de Saturne : Saturninus	— spicules égaux : Stauracontium	— spicules égaux [simples : Hexacontium branchus : Hexadendron — spicules inégaux [2 paires égales et 1 paire différente : Hexacontarium	— spicules simples [spicules égaux : Actinomma épines de 2 sortes : Echinomma — spicules branchus : Pityomma
4 coques TÉTRASPHAERIDÉS	— 2 coques médullaires et 2 corticales : Cromyosphaera	— pas d'anneau de Saturne [spicules égaux : Stylochromium spicules inégaux : Cromyostylus	— spicules égaux [simples : Staurochromium branchus : Cromyostaurus	— spicules égaux et non branchus : Hexachromium	— spicules simples [pas d'épines access. : Cromyomma des épines access. : Cromyoechinus — spicules branchus : Cromyodrymus
5 coques ou plus POLYSPHAERIDÉS	— 2 coques médullaires et 3 ou n coques corticales : Caryosphaera	— pas d'anneau de Saturne spicules égaux : Caryostylus	— spicules égaux : Staurocaryum	— spicules égaux [spicules simples : Cubosphaera spicules branchus : Hexacaryum	— 2 c. méd. et 3 ou plus corticales : Caryomma — pas de coque méd. spicules prismatiques [mailles triangulaires : Arachnopila mailles triang. avec barres : Arachnopegma mailles polygonales : Arachnosphaera
coque spongieuse SPONGOSPHAERIDÉS	— sphère spongieuse sans coque méd. centrale [sphère pleine : Styptosphaera sphère avec cavité : Plegmosphaera — sphère spongieuse avec 1 ou 2 coques méd. centrales [1 coque méd. : Spongoplegma 2 coques méd. : Spongodictyon	— sphère spongieuse pleine sans coque méd. : Spongolonche — sphère spongieuse avec 1 ou 2 coques [1 c. : Spongostylus 2 c. : Spongostylidium	— sphère spongieuse pleine sans coque méd. : Staurodoras	les 6 spicules radiaires sont égaux, non branchus — pas de coque médullaire grillagée : Cubaxonium — 1 coque médullaire : Hexadoras — 2 coques médullaires : Hexadoridium	— pas de coque méd. [sphère spong. pleine [épines simples : Spongiomma épines branchues : Spongodrymus sphère spong. creuse [épines simples : Spongechinus épines branchues : Spongothamnus — 1 coque méd. [coque sphérique : Spongopila Rhizoplegma Lychnosphaera coque cubique : Centrocubus Octodendron — 2 coques médullaires [reliées au tissu spongieux : Spongosphaera non reliées en tissu spongieux : Rhizosphaera

I. — *PÉRIAXOPLASTIDIÉS*

1. Pas de microsphère. Ci sans spicules ni épines :
Famille des *Cenosphaeridae*. . . . . *Cenosphaera* Ehr. *pro parte*

2. Microsphère vestigiale. Ci portant des spicules, tricarénés ou non, mais se poursuivant toujours au centre de la capsule sous forme d'une tigelle siliceuse grêle (1) :
Famille des *Stigmosphaeridae* . . . . *Stigmosphaera* Hkl
Stigmosphaerusa nov. gen.
Stigmostylus nov. gen.
Hexastylus nov. gen.
+*Heterosoma* (2) MAST
+*Centrolonche* POPOFSKY
+*Centracontium* POPOFSKY

3. Microsphère bien individualisée :
a) Microsphère extracapsulaire, « cubique ».
Famille des *Excentroconchidae* . . . . *Excentroconcha* MAST
b) Microsphère intracapsulaire.
Famille des *Heliasteridae* :
Ci grillagée simple . . . . *Tetrapetalon* nov. gen.
Heliaster nov. gen.
Ci faite d'un tissu spongieux. . . . . *Arachnostylus* nov. gen.

II. — *CENTROAXOPLASTIDIÉS*

1. Cortex spongieux (tissu spongieux ou coque spongieuse)
Microsphères toujours grillagées :
Famille des *Spongosphaeridae* :
a) 1 ou 2 microsphères grillagées. Des spicules radiaires :
Sous-famille des *Spongosphaerinae*.
Spongosphaera Hkl
Spongodendron nov. gen.
Hexadoras Hkl *pro parte*
b) 1 microsphère grillagée ou pas de microsphère. Pas de spicules radiaires :
Sous-famille des *Plegmosphaerinae*
Plegmosphaera Hkl
Spongoplegma Hkl

(1) La macrosphère des Anaxoplastidiés porte également, au côté interne, des fibrilles grêles, mais celles-ci ne sont pas la continuation de spicules et, de plus, elles sont courtes et toujours indépendantes les unes des autres.

(2) Les noms de genres précédés d'un + correspondent à des formes dont la cytologie est inconnue.

c) 1 microsphère très petite, grillagée, entourée d'un tissu spongieux indépendant de celui du cortex : Sous-famille des *Spongodryminae* — *Diplospongus* MAST, *Spongodrymus* Hkl

2. Coque corticale grillagée, doublée ou non de tissu spongieux, ou spongieuse.
Microsphère spongieuse (spumeuse).
Famille des *Rhizosphaeridae*. . . . . *Rhizosphaera* Hkl, *Actinosphaera* nov. gen.

3. Coques corticales grillagées. Une ou deux microsphères grillagées :
Famille des *Thecosphaeridae* . . . . *Hexacontium* Hkl, *Hexachromium* Hkl, *Actinomma* Hkl, *Thecosphaera* Hkl

III. — *ANAXOPLASTIDIÉS*

1. Pas de microsphère :
Famille des *Macrosphaeridae* :

a) Macrosphère seule présente . . . . *Haplosphaera* nov. gen., *Cladococcus* MÜLLER, *Elaphococcus* Hkl

b) 1 coque corticale . . . . *Diplosphaera* Hkl, *Haeckeliella* nov. gen., *Thalassoplegma* nov. gen., *Rhizoplegma* Hkl, *Lychnosphaera* Hkl

c) Plusieurs coques corticales . . . . *Arachnosphaera* Hkl

2. 1 Microsphère cubique. Un cortex spongieux :
Famille des *Centrocubidae* . . . . *Centrocubus* Hkl, *Octodendron* Hkl

Tenant compte des données précédemment exposées, nous avons relevé dans la Monographie du Challenger, le diamètre de la coque interne des différentes espèces de Sphaeroïdés. Les chiffres cités par HAECKEL sont portés dans le tableau des pages 70-73. Ils font nettement ressortir l'hétérogénéité de certains groupements. Le genre *Haliomma*, pour ne citer qu'un exemple, comprend en effet, selon HAECKEL, dix-huit espèces à microsphère et quinze à macrosphère. Nous ne croyons pas nous tromper en affirmant que nombreuses sont les formes qui, dans l'avenir, devront être retirées du genre *Haliomma sensu stricto*. Il va sans dire que nombreux sont aussi les autres genres qu'il conviendra de démembrer !

Il est enfin une dernière question, à laquelle le lecteur nous demandera sans doute de fournir une réponse. Les données nouvelles consignées dans le présent mémoire sont-elles susceptibles ou non de permettre un classement rationnel des Sphaeroïdés qui n'ont pas encore fait l'objet d'une étude cytologique ? Nous voulons croire qu'elles seront d'une

FAMILLES	GENRES	C < 50 µ	C > 50 µ
Liosphaeridae	Cenosphaera		les 34 espèces décrites
	Stigmosphaera		S. actinocentra
	Ethmosphaera		les 7 espèces
	Sethosphaera		les 2 espèces
	Carposphaera	C. belladonna	C. melitomma
		capillacea	cerasus
		cubaxonia	entactinia
		infundibulum	modesta
		melissa	belladonna
		apiculata	areca
		corypha	prunulum
		borassus	maxima
		nobilis	
		micrococcus	
		nodosa	
	Liosphaera		L. hexagonia
			rhodococcus
			porulosa
			peridromium
			polypora
	Thecosphaera	T. triplodictyon	
		phaenaxonia	
		favosa	
		floribunda	
		inermis	
		aequora	
		medusa	
		entactinia	
		micropora	
		capillacea	
		diplococcus	
		dodecactis	
		icosactis	
		maxima	
	Rhodosphaera	R. hexagonia	R. melitomma
			palliata
			pentaphylla
	Cromyosphaera	les 6 espèces	
	Caryosphaera	les 2 espèces	
	Styptosphaera		les 3 espèces
	Plegmosphaera		les 8 espèces
	Spongoplegma		S. antarcticum
	Spongodictyon	S. spongiosum	
		cavernosum	
		trigonizon	
		arcadophoron	
Stylosphaeridae	Xiphosphaera		les 15 espèces
	Xiphostylus		les 15 espèces
	Saturnalis		les 6 sp.
	Stylosphaera	S. calliope	S. musa
		polyhymnia	urania
		dixyphos	clio
		setosa	thalia
		euterpe	erato
		melpomene	
		hispida	
		liostylus	
		nana	

FAMILLES	GENRES	C <50 µ	C >50 µ
	Stylosphaera	S. terpsichore	
	Sphaerostylus	S. liostylus	S. clio
		flexuosus	diadema
		hippocampus	cottus
		trigla	ophidium
	Saturnulus	S. circulus	
		annulus	
		ellipticus	
		planetes	
	Amphisphaera	les 8 sp.	
	Amphistylus	les 3 sp.	
	Saturninus	S. triplex	
	Stylochromium	les 2 sp.	
	Cromyostylus	C. gladius	
	Caryostylus	C. hexalepas	
	Spongolonche		S. compacta
			laxa
	Spongostylus	S. hastatus	S. gladiatus
		serratus	
	Spongostylidium	S. streptacanthum	
Staurosphaeridae	Staurosphaera		les 16 sp.
	Staurostylus		les 3 sp.
	Stylostaurus		les 2 sp.
	Staurolonche	S. hexagona	S. spinozoe
		aperta	feuerbachii
		brunonis	
		pertusa	
		straussii	
		moleschottii	
		holbachii	
		gassendii	
		epicurii	
		lucretii	
	Staurancistra	S. quadricuspis	
	Staurolonchidium	les 2 sp.	
	Stauroxiphos	S. gladius	
	Stauracontium	S. cruciferum	S. tetracanthum
		tetracontium	sparganium
		daturoeforme	
		antarcticum	
		setosum	
		papillosum	
	Staurochromyum	S. quadruplex	
		quadrispinum	
	Cromyostaurus	C. verticillatus	
	Staurocaryum		S. arborescens
	Staurodoras		les 4 sp.
Cubosphaeridae	Hexastylus		les 25 sp.
	Hexastylarium		les 3 sp.
	Hexastylidium		les 2 sp.
	Hexalonche	H. phoenaxonia	H. curvicornis
		rosetta	grandis
		favosa	octocolpa
		octahedra	sexaculeata
		conicornis	
		brevicornis	
		amphisiphon	

FAMILLES	GENRES	C <50 μ	C >50 μ
	Hexalonche	H. anaximandri	
		cristata	
		serrata	
		anaximenis	
		aspera	
		castanella	
		hexacantha	
		geometrica	
		pythagoroea	
		aristarchi	
		ekphantea	
		philosophica	
		seleuci	
		heracliti	
		xenophanis	
		setosa	
		hystricina	
	Hexancistra	H. ancorata	H. tricuspis
		triserrata	
		quadricuspis	
		mirabilis	
	Hexaloncharium	H. octahedrum	H. philosophicum
		hystricinum	
	Hexalonchidium		H. axonometrum
	Hexacontium	les 24 sp.	
	Hexadendron	les 2 sp.	
	Hexacontarium	les 2 sp.	
	Hexachromyum	H. elegans	H. arachnoïdes
		quadrigatum	
		octahedrum	
	Cubosphaera	les 2 sp.	
	Hexacaryum	H. arborescens	
	Cubaxonium		les 2 sp.
	Hexadoras	H. axophoena	H. lychnosphaera
		octahedrum	
	Hexadoridium	H. streptacanthum	
Astrosphaeridae	Acanthosphaera		les 31 sp.
	Heliosphaera		les 14 sp.
	Conosphaera		les 3 sp.
	Coscinomma		les 4 sp.
	Cladococcus		les 14 sp.
	Elaphococcus		les 7 sp.
	Haliomma	H. hexagonium	H. melitomma
		arachnium	regulare
		favosum	horridum
		lirianthus	datura
		castanea	circumtextum
		duodecinum	grande
		megaporum	spinulosum
		oculatum	rhodococcus
		enneaxiphos	boreale
		tenuispinum	macrodoras
		longispinum	antarcticum
		capense	wyvillei
		denticulatum	permagnum
		capillaceum	patagonicum
		erinaceum	clavatum
		tenellum	

Familles	Genres	C <50 µ	C >50 µ
	Haliomma	H. beroes	
		compactum	
	Heliosoma	H. radians	H. elegans
		echinaster	
		duodecilla	
		H. hastatum	
		indicum	
	Elatomma	E. scoparium	E. pinetum
		juniperinum	penicillus
			irregulare
	Leptosphaera		les 7 sp.
	Diplosphaera		les 8 sp.
	Drymosphaera		les 5 sp.
	Astrosphaera		les 4 sp.
	Actinomma	les 17 sp.	
	Echinomma	les 7 sp.	
	Pityomma	les 3 sp.	
	Cromyomma	C. villosum	C. zonaster
		perplexum	
		perspicuum	
		quadruplex	
		macroporum	
		circumtextum	
		mucronatum	
	Cromyechinus	les 3 sp.	
	Cromyodrymus	les 2 sp.	
	Caryomma	les 2 sp.	
	Arachnopila	A. polygonella	A. hexagonella
	Arachnopegma	les 3 sp.	
	Arachnosphaera		les 6 sp.
	Spongiomma		les 7 sp.
	Spongodrymus		les 2 sp.
	Spongechinus		les 3 sp.
	Spongothamnus		les 2 sp.
	Spongopila		S. dichotoma
			verticillata
	Rhizoplegma	R. polyacanthum (?)	
		spirale (?)	
			R. trigonacantha
			radicatum
			lychnosphaera
	Lychnosphaera		L. regina
	Centrocubus	C. octostylus	
		cladostylus	
		polystylus	
	Octodendron	les 8 sp.	
	Spongosphaera	les 4 sp.	
	Rhizosphaera	R. trigonacantha	
		serrata	
		leptomita	

certaine utilité; l'affirmer serait à la fois manquer de modestie et d'esprit scientifique. Certaines précisions toutefois peuvent être faites :

1° Tout Monosphaeridé, vu le grand diamètre de sa coque (macrosphère) doit appartenir en principe, soit à la lignée des Anaxoplastidiés, soit à celle des Périaxoplastidiés. Préciser davantage resterait arbitraire. Il se peut néanmoins que l'on soit amené ultérieu-

rement à ne considérer comme Périaxoplastidiés, que les seuls Monosphaeridés à coque souple (type *Cenosphaera reticulata* et *C. tenerrima*) et ceux dont la coque, épaisse ou non, porte des fibrilles unies dans la région médullaire. Ces fibrilles bien souvent ont dû échapper à la sagacité des observateurs (1) et l'interprétation des documents bibliographiques s'en trouve très délicate. Aussi reste-t-on encore bien souvent dans l'obligation de désigner d'un même nom générique des Sphaerellaires appartenant en fait à des lignées distinctes;

2° Tout Polysphaeridé, à grande coque initiale, dépourvu de fibrilles prolongeant les spicules au côté interne de la macrosphère, a toute chance d'être un Anaxoplastidié;

3° Enfin, tout Polysphaeridé dont la coque centrale a un diamètre inférieur à 30 µ (voir tableau) appartient, en principe, à la lignée des Centroaxoplastidiés. C'est cependant un Périaxoplastidié si les spicules radiaires naissent partiellement d'un même point nodal de la microsphère.

(1) Ce doit être le cas pour *Coscinomma amphisiphon* HAECKEL, et *Heliosphaera hexagonaria* HAECKEL, considérés par HAECKEL comme Astrosphaeridés et qui sont vraisemblablement à inclure aux Périaxoplastidiés.

CHAPITRE VII

PHYLOGÉNIE, AFFINITÉS ET RÉPARTITION DES SPHAERELLAIRES

I. CONSIDÉRATIONS SUR L'ÉVOLUTION DES SPHAEROÏDÉS

Diverses tentatives destinées à retracer les grandes lignes phylogénétiques des Sphaerellaires ont été faites jusqu'ici. On sait que, selon HAECKEL, la coque régulière d'un *Cenosphaera* représenterait l'archétype à partir duquel aurait évolué le squelette des autres Radiolaires, par adjonction de spicules et de coques concentriques. POPOFSKY (1913), par contre, tenant compte de l'existence chez certains Radiolaires fossiles de coques pourvues de trabécules internes, rayonnantes, réunies dans la région centrale, émet une hypothèse qui est à peu près l'inverse de la précédente. Selon lui, le squelette interne de ces espèces correspondrait à un spicule initial qui, par ramification synchrone de ses extrémités distales, aurait formé la coque sphérique continue (voir schéma ci-après).

Tout en reconnaissant la logique des vues de POPOFSKY, DEFLANDRE (1953) estime qu'il est encore prématuré de les admettre sans réserve. Parmi les plus anciens Radiolaires fossiles connus, écrit-il, les formes à baguettes internes confluentes sont rares; celles qui en sont dépourvues sont par contre déjà bien diversifiées; par ailleurs « l'aspect grêle des trabécules internes laisse supposer une sécrétion postérieure à celle de la robuste coque, ce qui ne cadre guère avec l'aspect ancestral qui leur est dévolu ».

Nos observations sur la morphologie et la croissance du squelette chez les Sphaeroïdés actuels nous conduisent aux remarques suivantes :

1° Les Sphaeroïdés pourvus de trabécules internes, rayonnantes, réunies dans la région centrale, se rencontrent encore actuellement dans les mers, à l'état vivant. Nous avons pu en étudier la croissance et montrer que les éléments initiaux du squelette étaient réellement constitués par les baguettes internes. Celles-ci, chez *Hexastylus*, correspondent aux six branches d'un spicule triaène, double. Chez *Tetrapetalon*, *Heliaster* et *Arachnostylus*, elles s'agencent en un spicule tétraxone; en un spicule monaxone enfin chez *Stigmosphaera*. Conformément aux vues de POPOFSKY, le squelette de ces Radiolaires est donc représenté initialement par un spicule.

2° Tous les Sphaeroïdés possédant des trabécules internes appartiennent à la lignée des Périaxoplastidiés; mais il est des Périaxoplastidiés dépourvus de trabécules internes (*Cenosphaera* par exemple). Chez ces derniers, la coque, en toute certitude, n'a pas pour origine un spicule, mais des baguettes siliceuses multiples prenant naissance dans le corps

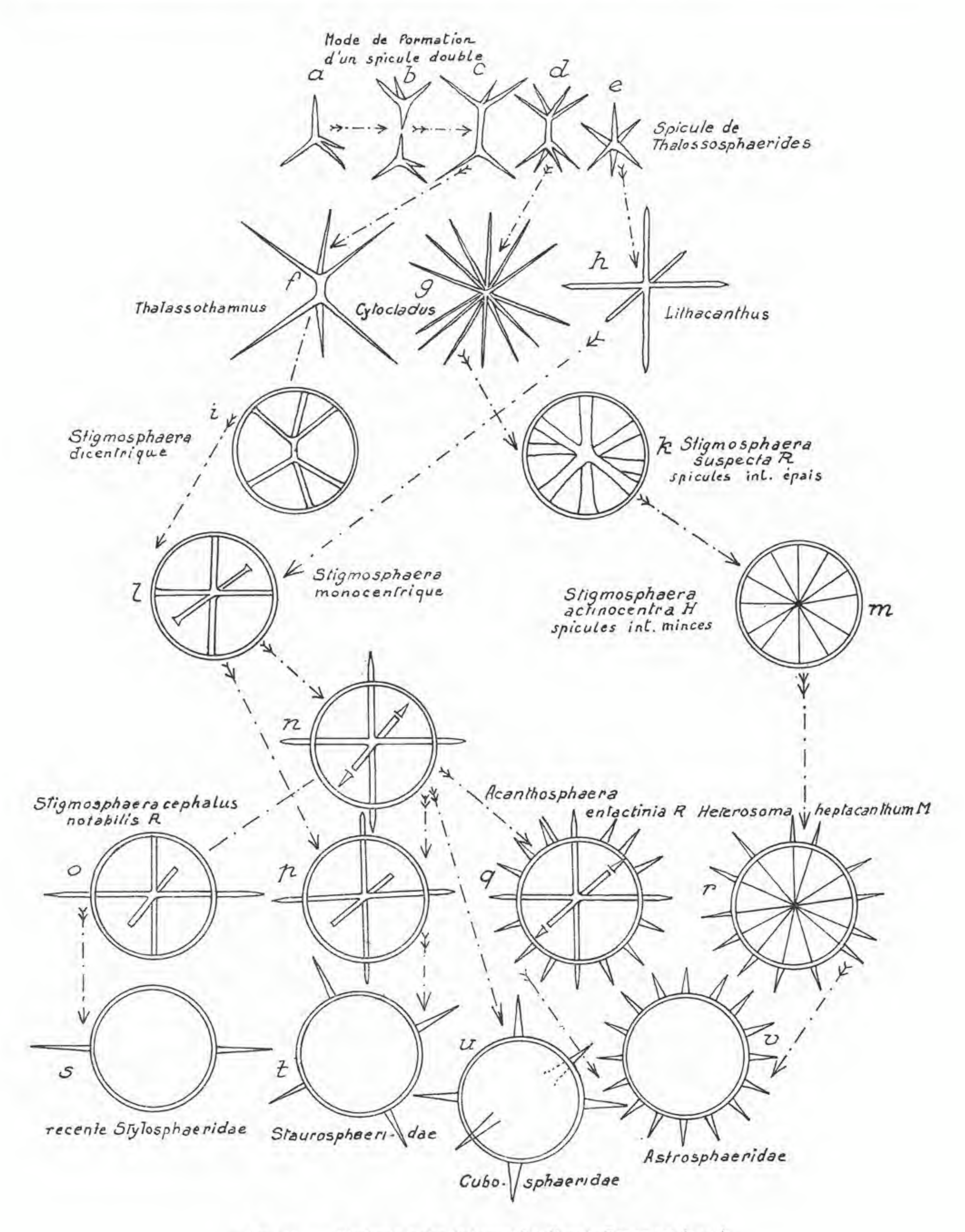


FIG. II. — Phylogénie des Sphaeroïdés d'après POPOFSKY (1913).

extracapsulaire. Au sein de la lignée des Périaxoplastidiés, le mode de formation du squelette n'est donc pas uniforme.

3° Chez les Centro- et les Anaxoplastidiés, aucun fait d'observation ne permet de penser que la coque primitive, qu'il s'agisse d'une macro- ou d'une microsphère, dérive d'un spicule. Les vues théoriques de POPOFSKY sont donc loin d'avoir une portée générale.

4° On ne doit pas, à notre avis, considérer comme archétype du squelette des Sphaeroïdés celui apparemment primitif de *Cenosphaera*. Les Sphaeroïdés, en effet, correspondent au groupement artificiel de trois lignées, indépendantes, ayant évolué parallèlement, et cela vraisemblablement depuis des millions d'années. Dans chacune d'elles, la forme et la structure du noyau ainsi que l'agencement du système axopodique varient considérablement. Il en résulte des dispositions cytoarchitectoniques essentiellement différentes qui ne peuvent que retentir sur le mode de genèse du squelette. Celui-ci n'est donc pas comparable d'une lignée à l'autre; toute spéculation tendant à homologuer les coques entre elles sans tenir compte du type morphologique auquel appartient le Sphaeroïdé risque donc d'être hasardée et sans intérêt.

II. SUR LES RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES DISCOÏDÉS, DES LARCOÏDÉS ET DES SPHAEROÏDÉS

Les coques, on le sait, sont, en principe, elliptiques ou cylindriques chez les Prunoïdés, lenticulaires chez les Discoïdés; elles ont la forme d'un ellipsoïde lenticulaire chez les Larcoïdés. Nous ne nous attarderons pas à discuter la validité de ces divers groupements; remarquons seulement qu'il serait assez satisfaisant pour l'esprit d'imaginer que tous ces Spumellaires dérivent de Sphaeroïdés qui, à la suite de mutations, auraient présenté une croissance différentielle selon tel ou tel axe du corps. Le problème, en fait, est plus complexe, car Prunoïdés, Discoïdés et Larcoïdés présentent en commun, autant qu'on sache, une somme de caractères morphologiques qui les éloignent des Sphaeroïdés : noyau homogène, sidérophile, mais avec membrane ténue sans papilles. Pas d'axoplaste malgré l'existence d'ailleurs contingente d'une microsphère, etc. Si tardive qu'ait été leur apparition (1), il est donc douteux que Discoïdés ou Larcoïdés se soient différenciés à partir de Sphaeroïdés. Leurs formes ancestrales ont bien pu toutefois être sphériques.

Les relations phylétiques entre Discoïdés et Larcoïdés sont évidentes, du moins dans certains cas. A l'appui de cette façon de voir, nous invoquerons en particulier les liens de parenté qui semblent unir des Discoïdés tels que *Excentrodiscus* ou *Astrophacus* aux Larcoïdés du genre *Tetrapyle*. Ces Radiolaires ont à peu près la même cytologie et présentent tous un squelette fait de trois coques. Chez *Excentrodiscus* (Pl. LXII fig. 3 et 6), la plus externe d'entre elles comme chez un Sphaeroïdé, est pratiquement sphérique et porte de longs spicules acérés, droits ou courbes, C2 est prunoïde. La microsphère est sphérique mais, fait jamais encore signalé chez un Discoïdé, elle est *excentrique* et reliée par des barres, inégalement longues, à C2. *Astrophacus* (Pl. LXII fig. 1 et 2) a une coque externe lenticulaire, munie d'épines sur la marge seulement. C2 et C1 sont semblables à celles d'*Excentrodiscus*. *Tetrapyle* (Pl. LXI fig. 2 et 3, Pl. LXII fig. 4 et 5), enfin, comme on sait, a deux coques corticales lentelliptiques et une microsphère sphérique, excentrique dorsale. La similitude du complexe microsphérien de certains Discoïdés et celui des Larcoïdés est donc

(1) Selon DEFLANDRE (1953), certains Discoïdés tels que les *Polydiscinae*, et les Larcoïdés sont pratiquement inconnus ou mal représentés à l'état fossile.

frappante. Des recherches plus étendues méritent cependant d'être entreprises avant de considérer les rapports entre Discoïdés et Larcoïdés comme définitivement établies.

III. AFFINITÉS DES SPHAERELLAIRES AVEC LES NASSELLAIRES

Par la structure de leur corps mou, les Nassellaires forment un groupe évidemment très proche des Sphaerellaires. On peut les concevoir très grossièrement comme des Périaxoplastidiés dont le système axopodique se serait réduit à l'axoplaste et à quelques pinceaux d'axopodes. Partant, les fusules de la membrane capsulaire, peu nombreuses, se groupent en un ou en quelques points localisés de la membrane capsulaire. Comparer les Nassellaires aux Périaxoplastidiés n'implique évidemment pas l'existence de liens phylétiques directs entre ces deux groupes de Radiolaires. Cela témoigne toutefois d'une certaine parenté que masquent trop nos subdivisions taxonomiques. Les Nassellaires, à notre avis, ont tout autant d'affinités, sinon plus, avec les Sphaerellaires que ces derniers n'en présentent avec les Collodaires.

Nous n'avons pas à discuter dans ce mémoire le problème de l'origine du squelette chez les Nassellaires. On sait que, à l'heure actuelle, on s'accorde unanimement à le faire dériver d'un spicule initial tétraxone. A ce propos, nous noterons simplement que chez certaines espèces de *Cystidium*, formes considérées jusqu'ici comme dépourvues de squelette, nous avons observé à maintes reprises l'existence d'un unique spicule situé loin de la capsule centrale, dans la gelée, *au pôle opposé à celui du champ polaire* (Pl. XXXVII fig. 2).

IV. LES RADIOLAIRES CONSIDÉRÉS DANS LEURS RAPPORTS AVEC LES ACANTHAIRES, LES HÉLIOZOAIRES ET LES PÉRIDINIENS

Les Radiolaires, au sens classique du mot, groupent tous les Rhizopodes pourvus d'une capsule centrale englobant l'endoplasme, et limitée par une membrane perforée, soit de très nombreux pores sur toute sa surface, soit seulement d'un ou de plusieurs orifices particuliers, localisés.

SCHEWIAKOFF (1926) ayant indiqué que, chez les Acanthaires, la capsule centrale peut faire défaut, et que, quand elle existe, sa membrane n'est pas perforée, les Protistologues modernes (G. DEFLANDRE, P. P. GRASSÉ, G. TRÉGOUBOFF) ont jugé à propos de subdiviser la classe des Radiolaires en deux classes distinctes, celle des Acanthaires, ou *Radiolaires imperforés* d'une part, et celle des *Radiolaires perforés*, d'autre part. Cette division est justifiée, en outre, écrit TRÉGOUBOFF, par d'autres caractères d'ordre morphologique et cytologique : nature et structure dissemblables de la membrane capsulaire, constitution chimique et agencement des éléments squelettiques, présence ou non d'axopodes, différenciation chez les Acanthaires, de la couche gélatineuse en un appareil hydrostatique qui n'existe pas chez les Radiolaires perforés.

Nous reconnaissons bien volontiers que, par de nombreux traits de leur organisation, les Acanthaires constituent un groupe autonome. Par contre, nous croyons que les différences invoquées pour les séparer des Radiolaires perforés ne sont pas toutes justifiées :

1° La membrane capsulaire des Acanthaires, par exemple, ne diffère, en dépit des indications de SCHEWIAKOFF, ni par sa morphologie, ni par son emplacement ou sa nature

chimique, de celle des autres Radiolaires. Comme celle des Sphaerellaires, elle est perforée pour le passage des axopodes et du plasma prenant part à la formation des pseudopodes réticulés. Les pertuis, d'observation délicate, en général, chez le trophozoïte, sont par contre des plus aisés à repérer dans les individus présporogénétiques enkystés, la membrane capsulaire étant alors épaissie par un dépôt d'acanthine (1) (Pl. XX fig. 8 et 9).

2° Les axopodes, nous l'avons vu, contrairement aux données classiquement admises, ne sont pas l'apanage des Acanthaires, et bien souvent, comme chez les Sphaerellaires, dépendent d'un axoplaste central (Pl. IX fig. 4 et 6).

3° Spicules, pellicule gélatineuse, fibres élastiques et myonèmes constituent, chez l'Acanthaire, un appareil hydrostatique, dont nous ne nions pas l'originalité; il convient néanmoins de se souvenir que les Sphaerellaires également possèdent une pellicule gélatineuse.

4° Les Acanthaires, sous forme de trophontes, sont polynucléés; les Spumellaires ou les Nassellaires présentent, au contraire, au stade végétatif, un unique noyau géant. C'est là un caractère qui, au premier abord, confère deux silhouettes bien distinctes à chacun des groupes. L'apparence est trompeuse cependant, car il existe des Acanthaires qui, jusqu'à la période de reproduction, restent mononucléés. Le fait a été signalé par BORGERT pour *Haliommatidium* et par POPOFSKY (1906) pour différents *Phatnaspinae*. Nous avons pu nous-mêmes vérifier le fait pour divers *Haliommatidium* dont le noyau, géant, est en tout point comparable à celui d'un Sphaerellaire. Au moment de la sporogenèse, *Haliommatidium* (Pl. IX, fig. 1 et 3) s'enkyste, le noyau se lobe, puis s'émiette en noyaux secondaires qui deviendront les noyaux des spores. Chez *Phatnaspis* et *Haliommatidium*, le trophonte est donc dans une condition synénergide comparable à celle d'un Sphaerellaire. Chez les autres Acanthaires, par contre, très tôt au cours de l'ontogenèse, le noyau se divise parallèlement à l'accroissement de volume de la capsule centrale. Celle-ci devient polyénergide et la sporogenèse ne sera marquée que par une nouvelle crise de l'activité mitotique. Le trophonte de la majorité des Acanthaires est donc dans une condition comparable à celle d'un *Collozoum* ou d'un *Sphaerozoum*. Il convient cependant de remarquer qu'il dérive directement du germe sans qu'il y ait eu fragmentation de la capsule centrale. Chez les Collodaires, au contraire, la spore est à l'origine d'un trophonte à condition synénergide qui se résout secondairement après fragmentation de la capsule centrale en éléments polyénergides.

5° Le squelette des Acanthaires n'est pas siliceux et les spicules s'ordonnent selon un mode bien particulier. C'est là le grand caractère distinctif des Acanthaires. On nous accordera volontiers qu'à lui seul, il ne suffit pas, comme on l'écrit parfois, à creuser un fossé entre les Acanthaires et les autres Radiolaires.

Ainsi, quel que soit le point de vue auquel on veuille se rallier, on doit admettre que les Radiolaires, au sens large du mot, forment un groupe fort homogène dont les divers représentants ont en commun un même type de reproduction : une porulation qui intervient ou non après un stade de croissance à condition synénergide.

La question se pose maintenant d'établir si possible les liens de parenté entre les Radiolaires et les autres Actinopodes, les Héliozoaires. Des formes extrêmement disparates sont rassemblées dans la classe des Héliozoaires. Elles n'ont, somme toute, comme caractère

(1) HOLLANDE et ENJUMET (1957), *C. R. Acad. Sc.*, t. 244, p. 508-510. Enkystement et reproduction sporogénétique chez les Acanthaires.

commun, que la forme rayonnante de leur corps, l'existence d'axopodes étant en effet contestable chez un grand nombre d'entre elles. Ces dernières, il est vrai, sont pour la plupart isolées sous la dénomination de Pseudo-Héliozoaires. Les Héliozoaires *sensu stricto*, dépourvus de membrane capsulaire semblent apparentés aux Chrysomonadines : l'existence, du moins occasionnelle, d'une reproduction autogame, d'axopodes (*Cyrtophora*, *Pedinella*, *Pelatinella*...) et d'un même mode mitotique chez les Héliozoaires et les Chrysomonadines, semble du moins plaider en faveur du rapprochement de ces deux classes de Protistes.

Les affinités entre Héliozoaires et Radiolaires nous paraissent, par contre, problématiques. L'existence d'un système axoplastique à la fois chez les Sphaerellaires et chez divers Héliozoaires témoigne, en effet, selon nous, d'une évolution parallèle et non d'une parenté phylogénétique.

Si surprenant que cela puisse paraître, c'est des Péridiniens, pensons-nous, que doivent être rapprochés les Radiolaires. C'est la structure du noyau et son mode de division qui plaident en faveur d'une telle conception. Chez les Acanthaires, morphologie nucléaire, nombre de chromosomes et mitoses sont tout à fait semblables à ceux des Syndinides, comme nous l'avons déjà noté dès 1953. Les noyaux en division, chez *Acanthometra*, sont à ce point comparables à ceux d'un Syndinide qu'HOVASSE et BROWN les ont interprétés comme étant ceux de Péridiniens parasites. Les noyaux secondaires, aussi bien chez les Collodaires que les Sphaerellaires, bien que comportant un plus grand nombre de chromosomes, ne sauraient, eux non plus, se distinguer de ceux d'un Péridinien. Quant aux noyaux primaires des trophozoïtes de Radiolaires, ils ne semblent différer en aucune manière des noyaux synénergides tels qu'on les observe chez maints Péridiniens parasites (*Duboscquella* ou *Oodinium*). Des données plus précises concernant ces analogies seront fournies, dans un travail en cours de rédaction, par notre collaborateur Jean CACHON.

V. DONNÉES CRITIQUES SUR LA RÉPARTITION DES SPHAERELLAIRES

Comme il a été dit, au début de ce travail, nos recherches sur les Sphaerellaires de la Baie d'Alger ont été poursuivies de 1952 à 1957. Nos prises planctoniques ont été faites régulièrement deux ou trois fois par semaine, voire plus fréquemment, aux différents mois de l'année, à des profondeurs variant entre 0 et 1.000 mètres. Les filets utilisés ont été des filets du type de Nansen, traînés horizontalement à la profondeur désirée durant vingt à trente minutes, puis fermés avant la remontée. Les conditions de capture de chaque espèce ont été soigneusement notées. Nous croyons utile de les consigner dans le tableau ci-contre. Sans vouloir en tirer trop hâtivement de conclusions, trois ordres de faits peuvent néanmoins être dégagés :

1° La faune radiolarienne, durant les mois d'été, juillet, août et septembre, est, dans la couche 0-300 mètres, d'une grande pauvreté. Le plancton est lui-même très peu abondant à cette période de l'année.

2° D'une façon générale, les couches de la mer comprises entre 100 et 300 mètres sont les plus riches en Radiolaires. Ce sont également les couches où le microplancton est le plus dense.

3° Il n'est pas de profondeur à laquelle on ne soit assuré de rencontrer, d'une façon préférentielle, une espèce donnée de Sphaerellaire. Telle forme, apparemment bathypélagique,

RÉPARTITION EN PROFONDEUR (1), AU COURS DE L'ANNÉE, DES SPHAEROÏDÉS, DANS LA BAIE D'ALGER

GENRES	JANV.	FÉV.	MARS	AVR.	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.
Cenosphaera reticulata	0	0 200	0 500	0 1000						0 300		0 100 300
Cenosphaera tenerrima	100	50	500				300 500	500		300 1000	50 100 200 250 300	200
Stigmosphaera echinata		200	500	500								
Stigmosphaerusa horrida		200 500										
Stigmostylus ferrusi	100	200										
Hexastylus horridus				500 1000						200 300		
Heliaster hexagonium		600								0 200	0 100 200 800	
Tetrapetalon elegans						400	300				100	0
Arachnostylus tregouboffi			200									
Excentroconcha minor	500											
Spongosphaera streptacan.	100	500			500	0		100	200	0	0	0
polyacantha	200 1000	600 700				100		500	300 1000	100 200 300 500	100	250
Spongodendron macrodoras	200	600										0
Hexadoras arachnoïdale				500 1000								
Plegmosphaera pachyplegma	200											
Plegmosphaera leptoplegma	200									200 300		
Plegmosphaera coronata	200 500	100 500 600 900	0	200	700						0 700	0
Plegmosphaera entodictyon	200	0 500 700		100					100	200	500	500
Diplospongus dendrophorus	200	600 700		0 200 500	200	500	300			500 1000		
Spongodrymus elaphococcus									1000	800		
Spongodrymus gracilis				1000								
Spongoplegma rugosa	200	100		0 500								

(1) Le chiffre 0 correspond aux pêches planctoniques de surface.

GENRES	JANV.	FÉV.	MARS	AVR.	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.
Spongoplegma radians	200											
Rhizosphaera	0 200	0 500		0 200 500	300	300				200 300 500 1000	0 100	
Actinosphaera capillaceum	0 200	0	0	0	500	0						0
Hexacontium drymodes	200	0	500	0 1000								0
Hexacontium arachnoïdale	200 500											
Actinomma				500								
Thecosphaera				500						100 300	100	100
Haplosphaera spherica										200		
Cladococcus et Elaphococcus	0 200 500	0 100 500 700		0 200	200 900	100 500		0	0	0 200 300	0	0
Diplosphaera hexagonalis		50	100	0	0 100 400				50	0 300	0	
Diplosphaera ramosissima		700 900	500	250							200	300
Diplosphaera cachoni					1000							
Rhizoplegma radicatum	200	500 700 1000	500	1000						200 300	200	100
Rhizoplegma verticillata	200			500		100				200 300 800	50 200	
Thalassoplegma deflandrei			200	500							500	
Lychnosphaera regina	200	500	200 500							200		
Haeckeliella macrodoras	200 600	0	200 500	0 500						300	0	0
Arachnosphaera	200 600	100 200 500 700	600	0	0	0 400 500		0	0	0 200	0	0
Porococcus enigmaticus	200		100	100								
Centrocubus mediterranensis et ruber	200	500 700 900	200 500 600	0 200	200	100					500	0 500
Octodendron hamuliferum	600		500				500			200 800	50 100 800	0
Octodendron arachnoïdale	200	100		500								0
Cristallosphaera cristalloïdes	0	900	100 500	0						200	0 50 100 200	0

se rencontrera en surface ou près de la surface, avec la même fréquence si on a soin de l'y rechercher en multipliant les prises (1).

Les données sur la répartition du plancton ne sont donc valables qu'en fonction d'observations très nombreuses et très variées. Nous insistons sur ce fait car il semble que certains Biologistes aient une certaine tendance à l'ignorer.

4° On retrouve dans la Baie d'Alger, et en abondance, des espèces qui n'ont été décrites jusqu'ici que du Pacifique ou de l'Atlantique. Sans doute, certaines d'entre elles dites atlantiques parviennent-elles au large de nos côtes grâce au courant venu de Gibraltar, mais en majorité elles représentent vraisemblablement des formes ubiquistes dont la présence en Méditerranée n'a pas encore été signalée, faute d'investigations assez poussées.

5° La richesse du plancton méditerranéen en Radiolaires est stupéfiante. C'est par millions qu'à certaines périodes de l'année, on les observe dans le plancton. Les Thalassolampes ou les Thalassophyses arrivent parfois à constituer des couches aussi épaisses que celles que constituent les Noctiluques. Les Sphaerellaires eux-mêmes sont des plus abondants. C'est par légion qu'on les rencontre dans le tractus digestif des Salpes, Crustacés ou Ptéropodes. Nous sommes persuadés qu'ils constituent une masse nutritive des plus importantes pour maints animaux planctoniques, aussi nous étonnons-nous du peu d'intérêt que leur accordent les spécialistes des problèmes de fertilité marine.

(1) Cette affirmation n'est valable, bien entendu, que pour les espèces mentionnées dans ce mémoire. Nous croyons, bien volontiers, en effet, à l'existence de formes adaptées à la vie bathypélagique, et qui jusqu'ici ont échappé à nos investigations.

Source : MNHN, Paris

II. PARTIE : SYSTÉMATIQUE DES SPHAEROÏDÉS

CHAPITRE PREMIER

LES PÉRIAXOPLASTIDIÉS

Le squelette des Périaxoplastidiés comprend, soit une unique coque corticale, soit une coque corticale entourant une microsphère d'un type primitif.

La coque corticale, lorsqu'elle existe seule, ne porte ni épines, ni spicules; elle est généralement irrégulière et faite de l'union de trabécules siliceuses, ténues, sinueuses, limitant des mailles inégales, bien souvent sans forme géométrique définie. Lorsqu'elle enveloppe une microsphère, elle est épineuse ou pourvue de spicules, avec pores polygonaux ou circulaires.

La microsphère, toujours assez rudimentaire, est parfois réduite à une ou deux fibrilles juxta- ou intranucléaires sur lesquelles convergent des baguettes siliceuses issues de la coque périphérique. Dans quelques cas, elle est mieux individualisée, mais bien différente cependant de celle d'un Centroaxoplastidié. Ou bien, elle est extracapsulaire, et plus ou moins cubique, ou bien elle est intracapsulaire et alors les spicules qui en sont issus s'échappent en partie d'un même point nodal.

Du point de vue de la constitution de leur corps mou, les Périaxoplastidiés forment un ensemble très homogène. Ils sont caractérisés avant tout par la possession d'un énorme axoplaste, qui, selon les cas, est soit franchement indépendant du noyau, soit juxtanucléaire. D'une façon, sinon constante du moins très générale, la chromatine s'ordonne en une calotte de sphère d'épaisseur variable que traversent un grand nombre de canalicules dans lesquels s'engagent les axopodes. Un cytoplasme axoflagellaire s'observe ou non, selon les genres. Il est parcouru par un faisceau d'axopodes particulièrement développé, qui aboutit aux grosses fusules du champ axoflagellaire. L'endoplasme plus ou moins vacuolisé renferme habituellement de grosses inclusions, cubiques, morphologiquement analogues à celles des Spongosphaerides, et d'autant plus développées qu'on s'écarte de l'axoplaste. La membrane capsulaire, sphérique ou ovoïde, est garnie de fusules de taille variable et dont généralement seul l'apex est nettement colorable. Elle est entourée de sphérules pigmentées, uniformément réparties ou non et au milieu desquelles, bien souvent, prennent place des Xanthelles.

Il est aisé, compte tenu de la morphologie du squelette et de la constitution du corps mou, de répartir ainsi qu'il suit les Périaxoplastidiés en quatre familles :

1. ***Famille des Cenosphaeridae :*** pas de microsphère. Une seule coque corticale, dépourvue à la fois d'épines et de spicules. Calotte nucléaire non interposée entre l'axoplaste et le cytoplasme axoflagellaire. Genre *Cenosphaera.*

2. ***Famille des Stigmosphaeridae :*** microsphère vestigiale, réduite à une ou deux fibrilles se ramifiant pour donner des baguettes squelettiques ténues se rendant à la coque corticale. Celle-ci est épineuse et porte ou non des spicules, cylindriques ou tricarénés. Calotte nucléaire interposée entre l'axoplaste et le cytoplasme axoflagellaire. Genre *Stigmosphaera*, g. *Stigmosphaerusa*, g. *Stigmostylus*, g. *Hexastylus.* Il convient vraisemblablement d'adjoindre aussi les genres *Centrolonche*, *Centracontium* et *Heterosoma.*

3. ***Famille des Heliasteridae :*** microsphère individualisée, mais morphologiquement bien différente de celle des Centroaxoplastidiés. Ce sont des baguettes spiculaires cylindriques qui en partent et dont quatre, au moins, naissent d'un même point nodal. Coque corticale grillagée, simple, ou plus ou moins spongieuse, épineuse ou non, mais toujours perforée de spicules qui sont souvent tricarénés. Le cytoplasme axoflagellaire peut manquer; l'axoplaste est alors indépendant du noyau comme chez Excentroconcha; lorsqu'il est présent, la calotte nucléaire s'interpose toujours entre l'axoplaste et lui.

a) pas de cytoplasme axoflagellaire : g. *Arachnostylus.*

b) un cytoplasme axoflagellaire : g. *Heliaster*, g. *Tetrapetalon.*

4. ***Famille des Excentroconchidae :*** microsphère extracapsulaire non concentrique à la coque corticale, de forme très grossièrement cubique, et donnant insertion à huit baguettes spiculaires, cylindriques, ramifiées de façon à former un tissu spongieux très lâche. Présence ou non d'une coque corticale. Axoplaste libre dans l'endoplasme et matérialisant le centre de la calotte nucléaire. Pas de cytoplasme axoflagellaire. Un seul genre : g. *Excentroconcha.*

Beaucoup de Monosphaeridés, voire de Diosphaeridés, au sens de Haeckel, trouveront vraisemblablement place parmi les Périaxoplastidiés. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est cependant prématuré d'assigner, d'après la seule morphologie du squelette, une position systématique à des formes telles que *Acanthosphaera*, *Ethmosphaera*, *Staurosphaera*, *Hexastylarium*, *Coscinomma*... Il n'est pas sans intérêt toutefois de mentionner à ce propos les observations de Hinde (1896) et de Rust (1885). Hinde, chez *Acanthosphaera etheridgei*, des tufs volcaniques du Dévonien de N. S. Wales, Rust, chez *Acanthosphaera entactinia*, signalent en effet l'existence de fibrilles unies en un point central ou en une baguette, et qui prolongent les spicules au côté interne! Nous avons de bonnes raisons pour supposer que pareils *Acanthosphaera* enrichiront, dans l'avenir, le groupe des Périaxoplastidiés. D'autres *Acanthosphaera*, sans fibrilles internes appartiennent, sans doute, à la lignée des Anaxoplastidiés.

Nous donnerons ci-dessous, à titre provisoire, la liste des genres et des espèces que nous intégrons aux Périaxoplastidiés :

Cenosphaera reticulata Haeckel 1862.
Cenosphaera tenerrima Haeckel 1887.
Stigmosphaera actinocentra Haeckel 1887.
Stigmosphaera cruciata nov. sp. (= ? *Haliomma cruciatum* Mast 1910).
Stigmosphaerusa horrida nov. gen. nov. sp.
Stigmostylus ferrusi nov. gen. nov. sp.
Hexastylus horridus nov. sp.

Heliaster hexagonium nov. gen. nov. sp. (= ? *Haliomma hexagonium* Hkl 1887).
Tetrapetalon elegans nov. gen. nov. sp.
= ? *Heliosoma echinaster* Haeckel 1862.
= ? *Hexalonche amphisiphon* Haeckel 1887.
= ? *Heliosoma irregulare* Mast 1910.
= ? *Heliosoma centroplegma* Mast 1910.
? *Centrolonche hexalonche* (1) Popofsky 1913.
? *Centracontium hexacontarium* Popofsky 1913.
Arachnostylus tregouboffi nov. gen. nov. sp.
? *Heterosoma heptacantha* Mast 1910.
? *Heterosoma polyacantha* Mast 1910.
Excentroconcha minor Mast 1910.
Excentroconcha major Mast 1910.

I. FAMILLE DES CENOSPHAERIDAE

Genre unique : ***Cenosphaera*** Ehrenberg 1854.

Pas de microsphère. Coque corticale souple, faite d'un réseau ténu, simple ou double, de trabécules minces limitant des mailles polygonales ou irrégulières. Ni épines, ni spicules. Capsule centrale sphérique ou ovoïde, avec, dans la région corticale, soit des sphérules lipidiques imprégnées de carotène, soit de grosses inclusions réfringentes protéiques. Calotte nucléaire non interposée entre l'axoplaste et le cytoplasme axoflagellaire. Ergastoplasme périnucléaire présent ou non. Faisceau axoflagellaire et fusules de l'axoflagelle très développés. Axoplaste étiré en baguettes ou en forme de lentille biconcave.

C. reticulata Haeckel 1862 (Pl. XXXII fig. 1 et Pl. XXXIII fig. 1 et 2) (2). Coque corticale (d : 180 μ) à mailles irrégulières, le plus souvent polygonales, renforcée au côté interne par des barres siliceuses relativement épaisses, très irrégulièrement ramifiées, ainsi que le montrent nos figures (3). Capsule centrale sphérique ou légèrement ovoïde (160 μ) peu translucide. Fusules toujours nettes, plus grosses et plus abondantes dans l'aire correspondant au cytoplasme axoflagellaire. Endoplasme riche en vacuoles lipidiques de grande taille, plus ou moins radiairement disposées. Cortex farci d'inclusions hémisphériques, non biréfringentes, opaques, de nature vraisemblablement lipidique (?), et sans rapport avec les cristaux qui s'individualisent lors de la sporogenèse. C'est l'axoplaste qui confère son originalité à *C. reticulata*. Il est basophile. Sa forme (Pl. XXXI fig. 1, 3, 4 et 5) est celle d'une lentille biconcave, épaisse, à grand rayon de courbure. Il déprime le noyau au pôle correspondant à l'axoflagelle. De ses bords naissent, en grand nombre, des axopodes. Les uns perforent la calotte nucléaire (Pl. XXXI fig. 2) et gagnent les fusules périphériques. D'autres

(1) *Centrolonche hexalonche* Popofsky est caractérisé par une coque grillagée portant six spicules forts, prolongés au côté interne par des baguettes grêles, réunies en un point central. Chez *Centrolonche obscura* Deflandre du Carbonifère de la Montagne Noire, les fibrilles internes sont morphologiquement comparables à celles d'*Hexastylus horridus ;* il est possible, en conséquence, que cette dernière espèce ne soit pas un *Centrolonche* mais un *Hexastylus.*

(2) C'est par erreur que nous avons désigné antérieurement (Hollande et Enjumet) cette espèce sous le nom de *Cenellipsis.*

(3) On rencontre, dans le plancton, très fréquemment, des *Cenosphaera reticulata* qui, malgré leur grande taille, n'ont pas de coque ou seulement une coque juvénile, en voie de formation. Il s'agit là très vraisemblablement d'individus traumatisés qui régénèrent leur squelette (Pl. XXXI fig. 1).

se rassemblent en un faisceau compact que vient enrober le cytoplasme axoflagellaire plus basophile. Parmi eux, il en est un, de plus grand diamètre, qui matérialise l'axe de la lentille et qui aboutit à une fusule plus importante. Sa structure tubuleuse est des plus évidentes. Un cytoplasme particulier, granuleux et éosinophile, inégalement développé selon les individus, entoure généralement l'axoplaste.

Le noyau (Pl. XXI) n'est pas doublé d'une couche ergastoplasmique. C'est une sphère déprimée au pôle axoflagellaire. En coupe sagittale, ses contours sont ceux d'un croissant dans la concavité duquel vient se loger l'axoplaste. Il est traversé par autant de canaux radiaires qu'il y a d'axopodes. Ces canaux étroits s'élargissent en entonnoir peu avant d'atteindre la surface libre du noyau. A ce niveau, la membrane qui les tapisse s'épaissit notablement et se colore vivement par l'éosine. Au repos, le noyau est finement granuleux et montre, par places, de courts filaments sidérophiles, correspondant vraisemblablement aux portions hétérochromatiques des chromosomes. Sous la membrane s'observent, en outre, une ou deux plages nucléoliennes. La basophilie nucléaire s'accroît dans les individus présporogénétiques; en même temps, le noyau pousse, dans l'endoplasme, une série de hernies d'importance variable. Il y a peu à dire sur le corps extra-capsulaire; notons simplement la présence de granules pigmentaires colorés en rouge orangé et qui, fréquemment, s'accumulent à un pôle de la capsule centrale. Pas de Xanthelles.

Sporogenèse observée en janvier, février, mars. Spores non étudiées. Baie d'Alger : très abondant en surface en janvier, février, mars, avril, octobre 300-0, décembre 300-100-0 mètres.

C. tenerrima HAECKEL 1887 (Pl. XXXII fig. 2 et Pl. XXXIII fig. 3).

Espèce de plus grande taille que la précédente (600-800 μ). Coque assez irrégulière de forme, faite de la superposition de deux réseaux trabéculaires entrelacés, aux mailles très inégales et sans forme géométrique définie.

Espèce remarquable par sa capsule centrale ovoïde (400 μ dans son grand diamètre) (1) dont le cortex est parsemé de globules lipidiques colorés en jaune orangé (Pl. XXXI fig. 6). Fusules capsulaires très petites, sauf dans la région du pôle accuminé du Protiste. Endoplasme généralement homogène, plus rarement creusé de vacuoles graisseuses radiairement disposées.

Axoplaste et cytoplasme axoflagellaire particulièrement développés, comparables au pied, renflé à sa base, d'un Bolet dont le carpophore serait représenté par le complexe nucléo-ergastoplasmique. Le noyau épouse, en effet, grossièrement la forme d'une calotte hémisphérique qu'entoure de toute part un ergastoplasme vacuolaire, peu colorable et dont l'axe est matérialisé par l'axoplaste. Tout au long de ce dernier, se détachent de nombreux cordons fibreux qui perforent le noyau, puis se résolvent en fibrilles élémentaires gagnant chacune un pertuis de la membrane capsulaire. Un cordon privilégié naît de l'apex de l'axoplaste, puis s'épanouit et se ramifie dans le cytoplasme axoflagellaire. Il groupe les unités axopodiales de l'axoflagelle. Présence de Xanthelles. Par suite de la fragilité du squelette, seules des capsules libres s'observent le plus souvent dans le plancton. Sporogenèse observée en octobre, novembre et décembre. Morphologie des spores non précisée.

Baie d'Alger : janvier 100, février 50, mars 500, juillet 500-300, août 500, octobre 1 000-300, novembre 300-250-200-100-50, décembre 200 mètres.

(1) La capsule centrale tend à devenir sphérique dans les individus en voie de sporogenèse.

II. FAMILLE DES STIGMOSPHAERIDAE

La coque médullaire n'est représentée que par des trabécules ténues, logées au centre de la capsule et donnant insertion, selon des modalités diverses, à des fibrilles siliceuses gagnant la coque corticale. Au-delà de cette dernière, chaque fibrille siliceuse se prolonge généralement sous forme d'un spicule ou d'une épine. Malgré certaines variations individuelles, la disposition générale des fibrilles peut servir à caractériser les genres. Calotte nucléaire interposée entre l'axoplaste et le cytoplasme axoflagellaire.

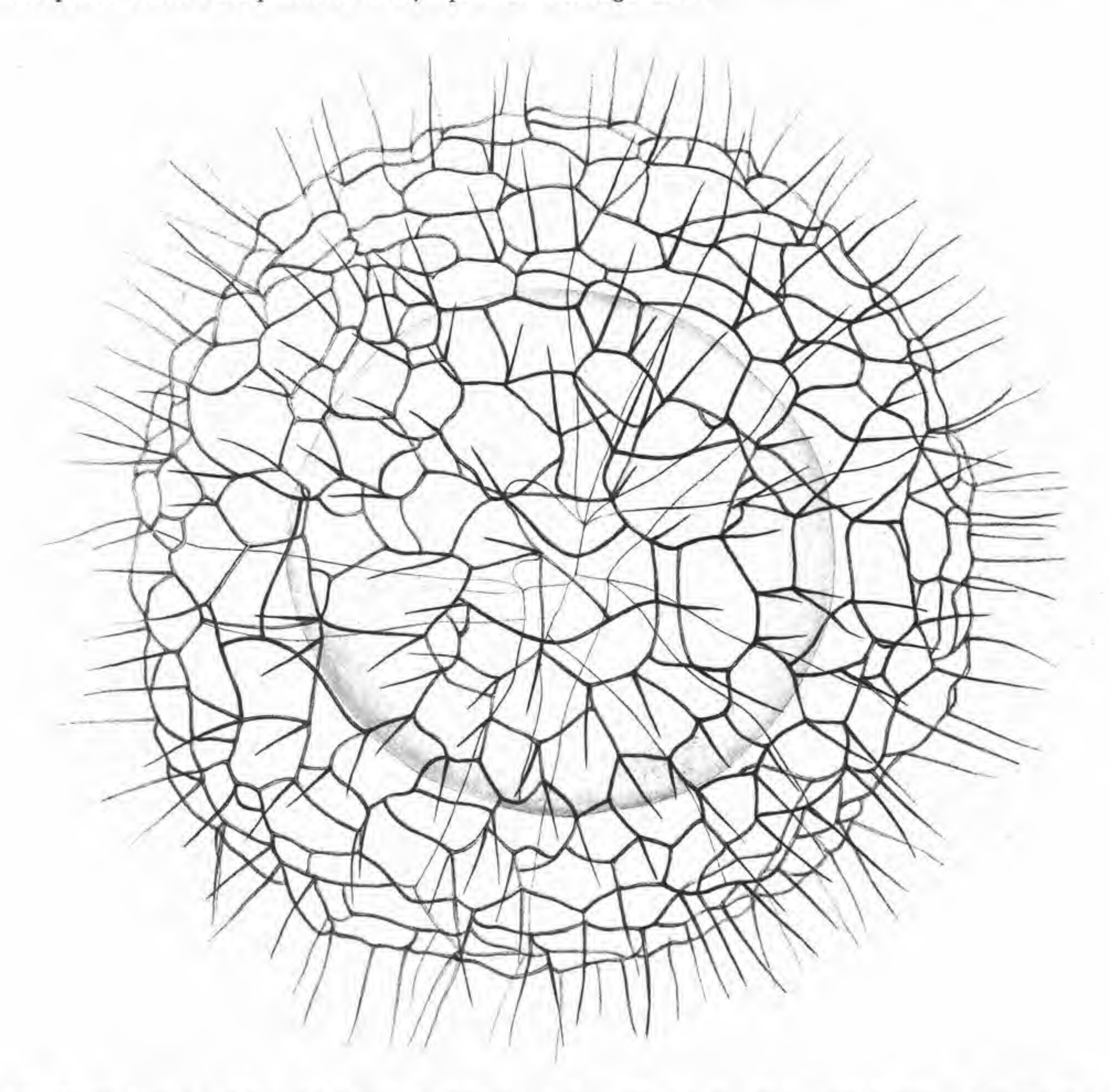


Fig. III. — *Stigmosphaera cruciata* nov. sp. - Coque avec fibrilles spiculaires réunies au centre de la capsule. Diamètre cc : 175 μ, diamètre de la coque : 280 μ.

Genre ***Stigmosphaera*** Haeckel 1887.

Coque médullaire réduite à une courte baguette (6 μ) bifurquée à ses extrémités. De chacune des quatre branches ainsi formées, naissent de quatre à cinq fibrilles siliceuses souples

qui gagnent la coque corticale, se prolongeant ou non au-delà de cette dernière sous forme d'un spicule.

S. cruciata nov. sp. (fig. 3 et Pl. XXXI fig. 8) (1).

Coque corticale (280 μ) grillagée, à mailles très irrégulièrement polygonales et couvertes d'épines, droites ou couchées, souvent courbes, mais en nombre inférieur à celui des points nodaux.

Capsule centrale (175 μ) subsphérique, entourée de Xanthelles. Fusules nombreuses, grêles même au niveau de l'area axoflagellaire. Endoplasme découpé en travées radiaires par de très nombreuses vacuoles lipidiques; il renferme des cristaux éosinophiles, cubiques, analogues à ceux de *Spongosphaera* et semblant prendre naissance au niveau de l'axoplaste. Noyau subsphérique, coiffé d'un axoplaste réniforme duquel naissent de nombreux et gros axopodes. Chromosomes partiellement individualisés au stade de repos et rayonnant à partir de l'axoplaste. Cytoplasme axoflagellaire formant un faisceau tronconique tendu entre l'antipôle du noyau et le champ polaire. Des Xanthelles.

Baie d'Alger : février 500-200, mars 500, avril 500, novembre 300 mètres.

Genre ***Stigmosphaerusa*** nov. gen.

Microsphère faite de six fibrilles issues d'un même point. Quatre de ces fibrilles sont fourchues, les deux autres restent simples. Toutes gagnent la macrosphère au-delà de laquelle elles se continuent en un spicule radiaire grêle.

S. horrida nov. sp. (Pl. XL fig. 1).

Coque corticale (200 μ de diamètre environ) grillagée; pores circulaires ou ovoïdes, de diamètre très variable, et limités par un cadre hexagonal épais. Surface couverte de longues épines (70 μ environ) issues de chaque point nodal. Ces épines sont droites ou plus ou moins courbées, le plus souvent simples, mais parfois aussi bifurquées et portant de petites dents. Onze spicules radiaires en tous points comparables aux épines.

A cette espèce, nous rapportons un individu à coque grêle pourvue d'épines courtes qui, vraisemblablement, est un stade jeune (Pl. XLIII fig. 2).

Structure de la capsule centrale assez voisine de celle de *Stigmosphaera cruciata*, mais axoplaste sphérique. Des Xanthelles.

Baie d'Alger : février 500-200 mètres.

Genre ***Stigmostylus*** nov. gen.

Microsphère réduite à quatre baguettes issues d'un même point et grossièrement disposées en croix. Chaque baguette se bifurque pour donner deux fibrilles siliceuses qui gagnent la coque corticale et se prolongent au-delà de cette dernière en spicules tricarénés, semblables à ceux des *Hexacontium*.

S. ferrusi nov. sp. (2) (Pl. LXI fig. 1).

Coque corticale (140 μ) grillagée, à pores circulaires ou ovoïdes, sans cadre hexagonal. Surface portant des épines (20 μ) droites ou couchées, souvent branchues. Huit spicules radiaires, plus ou moins spiralisés.

(1) *Haliomma cruciatum* MAST de l'Atlantique tombe très vraisemblablement en synonymie avec cette espèce.

(2) Nous sommes heureux de dédier cette espèce à notre dévouée dessinatrice, Mme Odette FERRU.

Aucun exemplaire n'a été étudié sur coupe; ceux qui, après coloration à l'éosine, ont été éclaircis à l'essence de girofle, laissent observer parfaitement un gros axoplaste coiffant le noyau. Des Xanthelles (diamètre de la cc : 85 μ).

Baie d'Alger : janvier 100, février 200 mètres.

Genre ***Hexastylus*** Haeckel 1881.

Microsphère réduite à une baguette dont chaque extrémité est trifurquée. Chacune des six fibrilles ainsi nées se poursuit au-delà de la coque corticale en autant de spicules tricarénés puissants. Dans certains individus, l'une des extrémités de la baguette médullaire porte quatre branches, l'autre deux seulement.

H. horridus nov. sp. (Pl. XLII fig. 1, 2, 4, 5).

Coque corticale (85-95 μ) à pores circulaires ou ovoïdes, sans cadre hexagonal net. Six spicules puissants, tricarénés, tordus en hélice. Surface de la coque hérissée d'épines, droites ou couchées et très fortement branchues dans les individus adultes. Sans doute, le lecteur comparant les deux figures que nous donnons de cette espèce, pourra juger opportun de les attribuer l'une et l'autre à des espèces distinctes. Nous ne le croyons pas, estimant que le squelette est susceptible de larges modifications selon l'âge du Protiste. Il est bien certain que seul l'élevage de ces formes permettrait d'affirmer leurs liens de parenté.

Capsule centrale sphérique (60 μ). Fusules longues, espacées sauf dans la région du cytoplasme axoflagellaire. Endoplasme avec vacuoles lipidiques (?) et rares inclusions éosinophiles globuleuses. Axoplaste sphérique accolé mais non engagé dans le noyau. Celui-ci, en coupe, rappelle la feuille d'un éventail. La comparaison est d'autant plus judicieuse que les canaux semblent découper la masse nucléaire en nombreux lobes élémentaires juxtaposés. Des Xanthelles.

Sporogenèse non observée.

Baie d'Alger : avril 1 000-500, octobre 300-200 mètres.

III. FAMILLE DES HELIASTERIDAE

La microsphère chez les *Heliasteridae* est bien individualisée, mais elle n'a jamais la régularité de celle des Centroaxoplastidiés. Elle est faite d'un réseau lâche et délicat de trabécules siliceuses d'où naissent un certain nombre de fibrilles qui gagnent la coque corticale et se poursuivent au-delà de cette dernière sous forme de spicules. Parmi ces fibrilles, en règle très générale, il en est au moins quatre ou cinq qui convergent en un même point, là précisément où la microsphère a pris naissance (périphérie de l'axoplaste). Ce dernier caractère nous paraît d'une grande importance et jusqu'ici ne semble se retrouver nulle part ailleurs en dehors des Périaxoplastidiés.

Genre ***Heliaster*** nov. gen.

Les éléments essentiels de la coque corticale, dans ce genre, comprennent cinq baguettes siliceuses rayonnant à partir d'un point commun situé contre l'axoplaste. Ces baguettes ont la même disposition que celle d'un spicule pentactine d'Éponge : quatre d'entre elles sont situées dans un même plan, la cinquième dans un plan perpendiculaire au précédent. Les quatre premières baguettes, par ramifications, donnent naissance de part et d'autre du noyau à deux arcs siliceux que rendent solidaires quelques trabécules. Les cinq branches du spicule

pentactine sont à l'origine des cinq premiers spicules radiaires. Les spicules surnuméraires naissent des bords des arcs siliceux. Ces spicules radiaires dont le nombre varie de 6 à 12 selon l'âge du Protiste, sont grêles et cylindriques. Au voisinage de la microsphère, ils sont tortueux et portent souvent des épines. La coque corticale est grillagée et couverte d'épines de même taille et de même longueur que les spicules.

Axoplaste sphérique ou ovoïde de grande taille, entouré ainsi que la calotte nucléaire d'une aire ergastoplasmique très importante.

H. hexagonium nov. sp. (Pl. XXXIX fig. 1 à 5 et Pl. XLI fig. 1 et 2).

Cette espèce, l'unique du genre, offre une incontestable ressemblance avec *Haliomma hexagonium* décrit par HAECKEL (1887). Peut-être cette dernière forme tombera-t-elle en synonymie avec *Heliaster hexagonium* ? Microsphère : 40-50 μ. Coque corticale : 230 μ. Les pores de la coque corticale sont hexagonaux dans les formes jeunes, et limités par des trabécules minces; ils deviennent circulaires dans les individus plus âgés par suite d'un dépôt de silice au côté interne du cadre primitif. On compte de 5 à 12 spicules selon l'âge. Ces spicules sont grêles et leur longueur au-delà de la coque corticale est de 75 μ environ. La longueur des épines qui couvrent la coque est à peu près la même. Parmi ces épines, quelques-unes sont plus ou moins couchées, voire tordues, parfois encore pourvues de quelques denticules très petits.

Capsule centrale (180 μ) sphérique (Pl. XXII fig. 7), limitée par une membrane d'une grande ténuité. Fusules assez espacées, inégalement développées, mais jamais de grande taille. Endoplasme creusé de vacuoles dont le nombre et la taille varient d'un individu à l'autre. Il renferme fréquemment, mais non toujours, des cristaux éosinophiles cubiques. Axoplaste sphérique ou ovoïde, très volumineux, baignant ainsi que la calotte nucléaire au sein d'un ergastoplasme très peu chromatique. Cytoplasme axoflagellaire traversé par une dizaine de très gros axopodes. Pigments péricapsulaires bleu. Xanthelles abondantes.

Baie d'Alger : février 600, octobre 200-0, novembre 800-200-100-0, décembre 0 mètre. Très abondant en surface. Recueilli également à Villefranche en surface (octobre).

Genre ***Tetrapetalon*** nov. gen.

Éléments fondamentaux de la microsphère semblables à ceux décrits à propos du genre *Heliaster*. Toutefois quatre des cinq branches du spicule pentactine, avant de fusionner, se dédoublent. Il en résulte la constitution d'une petite rosette à quatre feuilles portée au sommet de la quatrième branche spiculaire. Cette dernière reste toujours sans ramifications; les quatre autres poussent, par contre, des trabécules qui, en s'anastomosant, forment une coque irrégulière entourant le noyau.

De cette coque naissent, en nombre variable, les spicules surnuméraires. Précisons que les feuilles de la rosette ne sont pas étalées dans un plan horizontal. Elles se disposent à la façon des mords d'un pédicellaire d'oursin ou des bractées d'une faine. Elles entourent, de la sorte, partiellement tout au moins, l'axoplaste (1).

Coque corticale grillagée, portant de 5 à 10 gros spicules droits, longs, tricarénés. Même structure de la capsule que dans le genre précédent. Une seule espèce (2).

(1) Chez *Heliaster hexagonium*, existe aussi une rosette mais cette dernière est très réduite et visible seulement au microscope, à un fort grossissement.

(2) ENRIQUES (1931), dans son travail relatif au développement du squelette chez les Radiolaires, indique avoir observé un *Hexalonche* avec coque interne très grêle reliée par des fils aux spicules tricarénés qui perforent la coque externe. Il est très vraisemblable qu'un tel Hexalonche correspond à ce que nous décrivons sous le nom de *Tetrapetalon*.

T. elegans nov. sp. (Pl. XL fig. 2, 3, 4 et Pl. XLI fig. 3 et 4).

Cette espèce offre d'incontestables analogies avec *Hexalonche amphisiphon* HAECKEL (HAECKEL 1887, Pl. 25 fig. 2), *Heliosoma echinaster* Hkl (HAECKEL 1862, Pl. XXIV fig. 1), *Heliosoma irregulare* MAST et *Heliosoma centroplegma* MAST. Il est très possible que ces formes soient à mettre en synonymie avec *Tetrapetalon elegans*. Microsphère : 38-40 μ. Cinq ou dix (ou plus) fibrilles spiculaires, courbes, gagnant la coque corticale et se prolongeant au-delà de cette dernière en un gros spicule tricaréné, droit ou courbe, long de plus de 130 μ. Coque corticale (de 175 à 225 μ) grillagée, à pores hexagonaux (individus jeunes) ou circulaires (exemplaires âgés). Ces derniers sont prolongés au côté interne et externe de la coque par une collerette conique délicate, comme le représente la figure 3 de la Planche XLI. Présence de longues épines (110 μ) droites ou obliques, à raison d'une par point nodal. Les stades successifs de la croissance du squelette chez *Tetrapetalon* ne sont point difficiles à observer. Les premiers éléments de la microsphère sont ceux de la rosace périaxoplastique. Cinq spicules initiaux se développent précocement et d'une façon simultanée; ils acquièrent très tôt leur longueur définitive mais, dans leur partie libre, ils ne s'épaississent que bien après le développement de la coque corticale. Des Xanthelles.

Baie d'Alger : juin 400, juillet 300, novembre 100 mètres, très abondant en décembre en surface.

Genre ***Arachnostylus*** nov. gen. (1).

Le genre *Arachnostylus* se rapproche d'*Excentroconcha* par l'organisation de sa capsule centrale. Il s'en éloigne, au contraire, par la disposition de son squelette. Ce dernier, en effet, comprend une microsphère intracapsulaire d'où s'échappent un certain nombre de spicules simples, non tricarénés, portant dans leur milieu deux ou trois verticilles de branches qui sont à l'origine d'une coque grillagée corticale. La microsphère, d'un type primitif, n'est pas sans analogie avec celle d'un *Heliaster*. Elle comprend à l'origine quatre baguettes siliceuses correspondant chacune à un spicule et qui rayonnent à partir d'un point situé contre l'axoplaste. L'une des baguettes reste indivise; les trois autres poussent, par contre, des trabécules qui s'anastomosent et donnent ainsi naissance à quelques alvéoles microsphériens. Une espèce.

A. tregouboffi nov. sp. (Pl. XLIII fig. 3).

Microsphère : 28-30 μ environ. Coque corticale épaisse (30 μ) et d'un diamètre de 150 μ. Sept à huit spicules cylindriques grêles dépassant largement la coque corticale (portion libre des spicules : 75 μ). Des épines dispersées sur toute la coque, droites ou courbes (longueur : 45 μ environ).

Capsule centrale sphérique (85 μ). Fusules globuleuses, peu nombreuses. Endoplasme très vacuolisé sous la membrane capsulaire, plus dense autour du noyau et de l'axoplaste. A ce niveau, s'observent de très nombreuses sphérules éosinophiles. Calotte nucléaire très épaisse, faiblement arquée. L'axoplaste en matérialise le centre. Il est sphérique. Les axopodes qui en partent sont groupés en faisceaux aplatis, nettement individualisés qui évoquent

(1) Le *Rhizoplegma betulinum* RUST (1892) du Carbonifère inférieur de Sicile semble présenter à priori certains caractères d'*Arachnostylus*. Après examen des données de RUST, nous croyons que ce Protiste n'appartient ni au genre *Rhizoplegma* (coque interne non régulièrement grillagée), ni au genre *Arachnostylus* (microsphère de grande taille : 70 μ). Il serait peut-être à rapprocher des *Rhizosphaera* étant donné la présence d'un tissu spongieux autour de la coque externe.

chacun une feuille de *Chamerops*. Pas de cytoplasme axoflagellaire. Xanthelles absentes.

Baie d'Alger : un seul individu récolté en mars par 200 mètres de fond.

Trouvé en abondance, au large de Villefranche-sur-Mer, dans les couches allant de 1 500 à 1 000 mètres.

IV. FAMILLE DES EXCENTROCONCHIDAE

Genre unique : ***Excentroconcha*** MAST 1910 (Pl. XLIII fig. 1 et Pl. XLIV fig. 1).

Sous le nom d'*Excentroconcha minor*, MAST a fait connaître un bien curieux Sphaerellaire récolté par l'Expédition du Valdivia dans l'Océan Indien. Il s'agit d'une forme dont le squelette, toujours extracapsulaire, comporte, fait remarquable, deux coques non concentriques. La plus petite d'entre elles (15 μ) adjacente à la capsule est cubique. Il en part huit spicules qui se ramifient et dont les branches ultimes forment la coque périphérique de grand diamètre (240 μ). Une disposition sensiblement analogue se retrouve chez *E. major*, mais la coque externe fait défaut.

Dans la baie d'Alger et dans la rade de Villefranche, par 500 à 2 000 mètres de fond, nous avons rencontré de nombreux spécimens d'*Excentroconcha*. Entre les formes pourvues d'une coque externe et celles qui n'en ont pas, s'observent tous les intermédiaires. Ainsi les unes et les autres, selon nous, appartiennent à une même espèce que nous désignons sous le nom de *E. minor* MAST. Leur étude nous permet de préciser sensiblement les données de MAST et d'intégrer le genre *Excentroconcha* aux Périaxoplastidiés.

E. minor MAST.

La microsphère de *E. minor* n'est pas cubique. En réalité, ses éléments essentiels en sont deux pentagones irréguliers ayant une arête commune et limitant entre eux un angle dièdre de 80° environ. Les deux pentagones sont reliés l'un à l'autre par un arceau s'élevant à partir des angles opposés à l'arête commune. Des angles de la coque, partent six baguettes siliceuses, cylindriques, hérissées à leur base de petites épines et qui, très tôt, se ramifient par dichotomisation ou par trifurcation. Deux autres baguettes, également branchues, naissent au bord convexe de l'arceau. La coque périphérique des trophozoïtes adultes résulte de l'anastomose des trabécules siliceuses des divers rameaux. Elle est relativement épaisse (30 μ), du type spongieux et n'est pas limitée au côté externe par une plaque grillagée.

La capsule centrale (diamètre : 80 μ), subsphérique à l'origine, mais découpée en nombreux lobes dans les trophozoïtes adultes, se développe d'un seul côté de la microsphère; elle se trouve maintenue contre cette dernière par de nombreuses barres siliceuses qui s'inscrustent en elle et qui, toutes, dépendent de quatre baguettes spiculaires seulement. Membrane capsulaire ténue, couverte d'un petit nombre de fusules globuleuses d'assez grande taille. Endoplasme sans orientation radiaire nette, creusé par places de grosses vacuoles et présentant de nombreuses petites sphérules éosinophiles. Axoplaste volumineux, central, sphérique. Une fois les axopodes rétractés, il est comparable à une pelote d'épingles. Pas de cytoplasme axoflagellaire. Calotte nucléaire peu épaisse, faiblement arquée à centre matérialisé par l'axoplaste. Un grand nombre de canalicules la perforent et servent de passage aux axopodes qui se rendent à l'hémisphère supérieur de la capsule. Absence de Xanthelles.

Baie d'Alger : janvier 500 mètres.

Villefranche : avril-mai 2 000-1 500-1 000-800-500 mètres.

CHAPITRE II

LES CENTROAXOPLASTIDIÉS

Les Centroaxoplastidiés constituent un groupe important de Sphaeroïdés. Leur squelette, bien que polymorphe, se distingue aisément de celui des Périaxoplastidiés ou des Anaxoplastidiés. Il se réduit parfois à une simple trame spongieuse; plus généralement il comporte une ou deux microsphères et une ou plusieurs coques corticales. Les microsphères sont soit grillagées, soit spumeuses ou spongieuses; elles sont souvent d'un diamètre inférieur à 30 μ, ce qui les localise à l'intérieur du noyau chez l'adulte. Le squelette cortical revêt également des aspects variés. Il est fait tantôt d'un tissu spongieux, tantôt de coques en nombre variable, grillagées, tantôt, enfin, il comprend à la fois des coques grillagées et du tissu spongieux. Les spicules, en nombre variable, naissent toujours de la coque centrale, à partir de points nodaux distincts.

En dehors de toute considération cytologique, la seule présence d'une microsphère chez un Sphaeroïdé permet d'affirmer que ce dernier appartient à la lignée des Centroaxoplastidiés, du moins lorsque cette microsphère est sphérique et porte des spicules naissant indépendamment les uns des autres. Inversement, tout Sphaeroïdé, qui n'a pas de microsphère et dont le squelette est fait de coques grillagées, a toute chance d'être un Anaxoplastidié. Présence ou absence de microsphère constitue dès lors un critère permettant, bien souvent, de rectifier les grandes lignes de la systématique concernant les Radiolaires dont seul le squelette est encore connu.

Ainsi sur les trente-trois espèces d'*Haliomma* décrites par HAECKEL, on en compte dix-huit pourvues de microsphères (groupe I) et quinze qui possèdent une macrosphère (groupe II). On est en droit d'affirmer à priori que ces quinze dernières formes ne sont pas des Centroaxoplastidiés. L'observation cytologique confirme ces prévisions : *Haliomma macrodoras*, du groupe II, est un Anaxoplastidié (1); *H. capillaceum* et *H. erinaceum* du groupe I sont des Centroaxoplastidiés. Autre exemple : HAECKEL mentionne cinq espèces d'*Elatomma*. Deux sont connues de nous; celle dont la coque a un diamètre inférieur à 25 μ est un Centroaxoplastidié (*E. juniperinum*), celle dont la coque a un diamètre supérieur à 70 μ est un Anaxoplastidié (*E. pinetum*).

Nous distinguerons parmi les Centroaxoplastidiés, trois familles caractérisées chacune par la nature de leurs coques :

1. ***Famille des Spongosphaeridae :*** 1 ou 2 microsphères grillagées. Cortex spongieux.

2. ***Famille des Rhizosphaeridae :*** 1 microsphère spongieuse (spumeuse).
Coque corticale spongieuse ou grillagée.

3. ***Famille des Thecosphaeridae :*** 1 ou 2 microsphères grillagées.
Coque corticale grillagée.

(1) Nous le nommons Haeckeliella macrodoras.

Les espèces étudiées par nous se répartissent ainsi qu'il suit :

I. FAMILLE DES SPONGOSPHAERIDAE

Spongosphaera polyacantha MÜLLER 1858.
Spongosphaera streptacantha HAECKEL 1862.
Spongodendron macrodoras nov. gen. nov. sp.
Hexadoras arachnoïdale nov. sp.
Plegmosphaera (Plegmosphaerusa) pachyplegma HAECKEL 1887.
Plegmosphaera (Plegmosphaerusa) leptoplegma HAECKEL 1887.
Plegmosphaera coronata nov. sp.
Plegmosphaera entodictyon HAECKEL 1887.
Spongoplegma rugosa nov. sp.
Spongoplegma radians nov. sp.
Diplospongus dendrophorus MAST 1910.
Diplospongus sp.
Spongodrymus elaphococcus HAECKEL 1887.
Spongodrymus gracilis nov. sp.

II. FAMILLE DES RHIZOSPHAERIDAE

Rhizosphaera helicoïdalis nov. sp.
Rhizosphaera algerica nov. sp.
Rhizosphaera haeckeli nov. sp.
Rhizosphaera spongiosa nov. sp.
Rhizosphaera trigonacantha HAECKEL 1862.
Rhizosphaera drymodes nov. sp. (= ? *Pityomma drymodes* Hkl).
Actinosphaera capillaceum (HAECKEL 1862) nov. gen.
(= ? *Haliomma capillaceum* et *H. erinaceum*).

III. FAMILLE DES THECOSPHAERIDAE

Hexacontium asteracontion (= *H. setosum*, *H. drymodes*) HAECKEL 1862.
Hexacontium arachnoïdale nov. sp.
Hexachromium sp.
Actinomma mediterranensis nov. sp.
Actinomma trinacrium HAECKEL 1862.
Thecosphaera bulbosa nov. sp.
Thecosphaera radians nov. sp.

I. — FAMILLE DES SPONGOSPHAERIDAE

Ce sont tous les Sphaeroïdés à coque corticale spongieuse qu'HAECKEL (1887) réunit dans la famille des Spongosphaeridés. Les données de la cytologie, nous l'avons dit, ne permettent pas de conserver une telle classification : les Sphaerellaires à coque spongieuse appartiennent, en effet, tout aussi bien aux Périaxoplastidiés (*Arachnostylus*), qu'aux Anaxoplastidiés (*Rhizoplegma sensu lato*, *Lychnosphaera*, *Centrocubus* et *Octodendron*), ou aux Centro-

axoplastidiés. Nous utilisons donc le terme de Spongosphaeridae dans un sens restreint; il désigne, selon nous, uniquement les Centroaxoplastidiés à coque corticale spongieuse.

Ainsi définis, les Spongosphaeridés n'en constituent pas moins une famille importante. Nous proposons de la subdiviser en *Spongosphaerinae*, *Plegmosphaerinae* et *Spongodryminae*. Les *Spongosphaerinae* et les *Plegmosphaerinae* n'ont qu'une seule coque spongieuse : la coque corticale. Les *Spongodryminae* possèdent deux coques spongieuses, l'une microsphérienne, l'autre corticale.

Du point de vue cytologique, les *Spongosphaeridae* se laissent subdiviser en deux grands groupes. L'un d'eux correspond à l'ensemble des *Spongosphaerinae* et des *Spongodryminae*, l'autre aux *Plegmosphaerinae*.

Tous les représentants du premier groupe ont un noyau lobé, très irrégulièrement limité, et dont la chromatine s'ordonne généralement en travées radiaires assez nettes. Très tôt, au cours du développement, ce noyau englobe les deux microsphères. L'axoplaste, sauf très rares exceptions, est sphérique, de grande taille, et pourvu d'axopodes nombreux, très nets, et non ramifiés. Un cytoplasme axoflagellaire s'observe ou non selon les cas. Il n'y a pas d'ergastoplasme périnucléaire. Lipides plus ou moins abondants. Cristaux cubiques, éosinophiles, contingents.

Les *Plegmosphaerinae*, au contraire, ont un noyau à contours réguliers, très chromophile, et dont les chromosomes présentent fréquemment des portions hétérochromatiques importantes, formant par places des pelotons sidérophiles. Ce noyau, d'une façon très générale, est entouré de nombreuses lamelles ergastoplasmiques. L'axoplaste, souvent peu développé, est généralement creux. Il fournit des axopodes qui se ramifient comme chez certains Périaxoplastidiés. Il n'y a jamais de cytoplasme axoflagellaire. Lipides très abondants. Cristaux cubiques éosinophiles contingents.

Sous-famille des Spongosphaerinae

Outre la coque corticale spongieuse, on rencontre, chez les Spongosphaerinae, une ou deux microsphères grillagées. Il y a toujours des spicules radiaires, mais leur nombre varie d'un genre à l'autre. La section comprend les genres : *Spongosphaera*, *Spongodendron*, *Hexadoras*. D'autre formes s'ajouteront sans doute à cette liste mais, ne les ayant pas étudiées, nous ne pouvons en faire mention.

Genre ***Spongosphaera*** Ehrenberg 1847.

Deux microsphères intranucléaires chez l'adulte, et placées directement au contact du tissu spongieux périphérique. Ces coques unies par des trabécules ont un contour relativement régulier, mais les mailles ne sont pas hexagonales. Spicules tricarénés, en nombre variable même à l'intérieur de l'espèce. Le tissu spongieux a été suffisamment bien décrit par les classiques pour que nous n'ayons pas à revenir à son sujet. Notons seulement qu'il n'est pas limité à la périphérie par une plaque grillagée. Deux espèces abondantes dans le plancton d'Alger : *S. streptacantha* et *S. polyacantha.*

S. streptacantha Haeckel 1862 (Pl. XX fig. 5-6 et 7, Pl. XLV fig. 4).

Cette espèce revêt un grand polymorphisme, du moins les divers stades évolutifs sont-ils, à première vue, assez différents les uns des autres. C'est essentiellement à la morphologie des microsphères qu'on l'identifiera. Ces coques sont toujours bien distinctes, et de

contour régulier; les baguettes siliceuses qui les constituent sont toutes à peu près de même épaisseur (dans *S. polyacantha*, les trabécules de la coque interne sont plus épaisses que celles de la coque externe). Spicules radiaires en nombre variable (de 6 à 11, assez généralement 8), robustes (20 à 30 μ d'épaisseur maxima), droits ou plus rarement tordus en hélice, tricarénés, chaque carène portant de très fortes dents dirigées vers l'extérieur. Le nombre des spicules, contrairement à leur épaisseur, ne semble pas en relation directe avec l'âge du Protiste. Nous trouvons, en effet, des *Spongosphaera* pourvus de 9 spicules grêles, flexibles, et dont la coque a un diamètre inférieur à 200 μ; d'autres, au contraire, munis de 8 spicules épais, rigides, et dont la coque excède 550 μ. Le tissu spongieux est lui aussi d'aspect variable. Les mailles en sont toujours très irrégulières, serrées, mais les trabécules qui les limitent ont une épaisseur contingente. Par ailleurs, la coque peut être sphérique ou polygonale, selon que le tissu spongieux se développe ou non d'une façon préférentielle le long des spicules.

HAECKEL signale chez *S. streptacantha* la présence de Xanthelles. Il s'agit là, sans doute, d'une méprise, du moins l'examen cytologique d'un grand nombre d'individus ne nous a-t-il jamais permis d'en reconnaître.

Spongosphaera streptacantha est l'un des Sphaerellaires les plus communs dans le plancton de la Baie d'Alger. Il s'observe à toutes les périodes de l'année. On le trouve depuis la surface jusqu'à une profondeur de 1 000 mètres. Aussi n'est-il pas surprenant qu'il soit relativement aisé d'en observer les principaux stades de croissance. Parmi les plus jeunes que nous ayons eu l'occasion d'examiner, figure un individu à 6 spicules, réduit à ses deux microsphères et à quelques alvéoles de tissu spongieux (Pl. XLV fig. 4). La longueur des spicules est tout d'abord relativement faible et dépasse à peine 140 μ mais, tandis que se développe le tissu spongieux, les spicules s'accroissent rapidement et atteignent finalement près d'un millimètre et demi. Capsule centrale (Pl. XXIII fig. 4) pouvant atteindre un très grand diamètre (400 μ), limitée par une membrane ténue portant des fusules, toutes de petite taille. Axoplaste non identifiable, mais un cytoplasme axoflagellaire bien développé. Des cristaux cubiques, éosinophiles, périnucléaires. Pas de Xanthelles. Sporogenèse observée en février.

Même répartition verticale, au cours de l'année, que l'espèce suivante.

S. polyacantha MÜLLER 1858 (Pl. XX fig. 2-3 et 4, Pl. XLVI fig. 1).

S. polyacantha se distingue aisément de l'espèce précédente par les caractères suivants :

— parois des microsphères d'inégale épaisseur, les barres siliceuses contribuant à la formation de C2 étant à peine moins grêles que celles du tissu spongieux périphérique; les barres de C1 étant, au contraire, assez épaisses.

— tissu spongieux délicat, délimitant des mailles relativement larges.

— spicules assez grêles, très faiblement dentés, souvent nombreux (jusqu'à 17) et dépendant les uns de C1, les autres de C2.

— en fin de croissance, taille inférieure à celle de *S. streptacantha*.

Capsule centrale dépassant rarement un diamètre de 220 μ, et limitée par une membrane délicate (Pl. XXIII fig. 1) portant à la fois petites et grosses fusules. Noyau central, lobé, à axoplaste peu développé. Endoplasme et complexe axoflagellaire faits de la juxtaposition de colonnes radiaires contenant chacune une baguette axopodique, les baguettes de la zone axoflagellaire étant les plus développées. Lipides peu abondants. Très généralement des

inclusions éosinophiles, cubiques, périnucléaires. Gelée péricapsulaire bien développée, limitée par une pellicule cyanophile que traversent spicules et pseudopodes. Nombreux granules pigmentaires brunâtres. Présence constante de Xanthelles. Sporogenèse observée en février et mars.

Spongosphaera polyacantha est fort commun et il nous a été donné d'en suivre la croissance. Les photographies de la Pl. XX fig. 2-3 et 4, et le tableau ci-après nous dispensent de toute description.

Baie d'Alger : janvier 100-200-1 000, février 500-600-700; juin 0-100; août 100-500; septembre 200-300-1 000; octobre 0-100-200-300-500; novembre 0-100; décembre 0-250 m.

Genre **Spongodendron** nov. gen. (Pl. XLV fig. 3, Pl. XLVI fig. 2).

Ce genre, dont les affinités avec *Spongosphaera* sont évidentes, est tout spécialement remarquable par la très longue taille de ses spicules ou du moins de certains d'entre eux. Le squelette microsphérien est réduit à une coque unique, toujours nettement séparée du tissu spongieux périphérique. Cette coque, grillagée, aux pores circulaires ou ovoïdes, à paroi épaisse, porte des spicules d'ordre 1, particulièrement robustes et longs. De leurs carènes, s'échappent, à quelque distance de la coque, des trabécules fines qui forment le tissu spongieux. Ce dernier, toujours très délicat, est fait de mailles larges qui s'ordonnent en travées radiaires. Aux dépens du tissu spongieux, s'individualisent des spicules radiaires de 2e ordre, plus nombreux, mais moins longs que les précédents avec lesquels ils sont intercalés. Une seule espèce :

Spongodendron macrodoras nov. sp. (Pl. XLV fig. 3, Pl. XLVI fig. 2).

Coque médullaire (35 μ) pratiquement isolée du tissu spongieux, seuls les spicules radiaires et quelques trabécules l'unissent à ce dernier. Coque spongieuse (450 μ) possédant les caractéristiques du genre. Six spicules d'ordre 1, très puissants et très longs (2 mm). Jusqu'à 16 spicules d'ordre 2 (300 à 400 μ).

La capsule de *Spongodendron macrodoras* peut atteindre un grand diamètre (450 μ). Irrégulièrement mamelonnée, elle est limitée par une membrane ténue qui supporte un petit nombre de fusules grêles, allongées. L'endoplasme n'offre pas de différenciation axoflagellaire; il n'est pas non plus découpé en travées radiaires; son cortex est creusé de grosses inclusions lipidiques que dissolvent les fixateurs habituels. Dans les formes jeunes, le noyau, sphérique, est fait de lobes égaux qui, en coupe, rappellent les pétales d'une fleur. Chez les individus de plus grande taille, ses contours sont, au contraire, mal définis, les différents lobes s'étant accrus d'une façon très inégale. L'axoplaste, sphérique et de grande taille, émet de puissants axopodes qui ne se ramifient pas. Pas de Xanthelles.

Baie d'Alger : janvier 200, février 600 mètres, décembre surface.

Genre **Hexadoras** Haeckel 1881 (Pl. XLVII fig. 5).

Haeckel définit ainsi ce genre : *Cubosphaeridae* (Sphaeroïdés à 6 spicules disposés dans trois plans perpendiculaires entre eux) avec une coque sphérique spongieuse et une simple coque grillagée en son centre. Nous avons trouvé, dans un plancton, des Sphaeroïdés correspondant à cette diagnose. Ce sont eux que nous désignons sous le nom d'*Hexadoras*. Nous ne pouvons cependant affirmer qu'il s'agisse de formes comparables à celles étudiées par Haeckel. La coque médullaire, en effet, dans nos exemplaires, a un diamètre inférieur à 20 μ; elle dépasse 40 μ et atteint même 60 μ dans les espèces décrites par notre devancier.

SPONGOSPHAERA POLYACANTHA

TAILLES RELATIVES DE LA CAPSULE CENTRALE, DES COQUES ET DES SPICULES CHEZ *Spongosphaera polyacantha*

CAPSULE	C 1	C 2	COQUE SPONGIEUSE	LONG. SP.	ÉPAISSEUR DES SPICULES A LA BASE	NOMBRE DE SPICULES	XANTHELLES
65 μ	18 μ	40 μ	105 μ	200 μ	8 μ	15	+
67	20	38	105	370	8	13	+
69	20	42	100	180	5	13	+
100	22	50	155	400	8	16	+
100	20	42	180	320	8	15	+
105	22	45	200	300	7	16	+
105	21	45	210	340	8	14	+
105	18	42	220	375	7	13	+
110	18	45	205	370	8	14	+
120	20	40	210	430	8	16	+
120	18	38	210	250	7	14	+
125	20	45	210	380	8	16	+
130	24	48	220	325	8	14	+
130	20	50	270	350	8	14	+
135	22	42	250	320	8	15	+
135	18	48	280	450	8	13	+
140	22	45	220	400	6	16	+
140	20	45	275	380	10	13	+
140	20	40	300	400	10	13	+
145	25	50	310	300	8	15	+
150	23	45	300	400	6	11	+
160	20	42	300	360	8	16	+
165	20	45	310	350	6	15	+
170	20	43	325	380	8	16	+
170	22	50	330	450	8	13	+
170	20	50	340	400	8	16	+
200	20	40	400	400	8	14	+
205	20	40	390	350	7	15	+
210	25	45	300	400	9	16	+ sporul
225	22	48	340	450	8	14	+
230	23	50	360	420	8	16	+
230	22	45	360	310	8	14	+
230	20	42	450	450	10	14	+

SPONGOSPHAERA STREPTACANTHA

TAILLES RELATIVES DE LA CAPSULE CENTRALE, DES COQUES ET DES SPICULES CHEZ *Spongosphaera streptacantha*

CAPSULE	C 1	C 2	COQUE SPONGIEUSE	LONG. SP.	ÉPAISSEUR DES SPICULES A LA BASE	NOMBRE DE SPICULES	XANTHELLES
60 μ	20 μ	40 μ	80 μ	140 μ	4 μ	6	—
70	15	35	110	250	8	8	—
80	18	38	115	450	10	8	—
80	22	48	105	300	12	10	—
85	22	45	125	400	10	9	—
85	18	40	135	575	10	9	—
100	18	40	150	725	15	8	—
100	18	38	150	775	10	8	—
105	20	40	190	570	10	8	—
120	20	42	165	730	20	9	—
120	20	40	200	800	15	9	—
135	20	40	195	800	15	8	—
140	17	32	220	1010	10	9	—
180	20	40	270	1150	22	8	—
190	18	38	250	975	16	8	—
200	18	40	260	730	20	8	—
225	20	40	325	1662	20	10	—
230	20	40	330	1080	18	10	—
250	25	40	300	800	22	8	—
250	20	40	325	950	20	11	—
250	18	35	350	1075	22	10	—
250	18	40	370	1050	25	9	—
250	18	40	370	1165	20	9	—
250	18	40	375	1200	23	9	—
270	20	40	430	1015	29	8	—
280	20	40	350	1125	20	9	—
280	19	40	400	1000	28	9	—
300	20	40	370	935	20	8	—
300	18	40	380	900	22	9	—
300	16	40	350	1275	25	8	—
310	20	40	420	1200	28	8	—
325	18	40	425	1210	20	8	—
350	20	40	450	880	24	9	—
350	15	35	450	1330	24	8	—
350	20	40	480	900	28	8	—
350	20	40	450	1530	29	10	—
400	20	40	500	1400	29	8	—
400	20	40	550	1400	29	9	—

Nous désignerons l'unique espèce rencontrée sous le nom d'*Hexadoras arachnoïdale*. En voici la diagnose :

Hexadoras arachnoïdale nov. sp.

Microsphère sphérique à pores circulaires ou ovoïdes et donnant insertion à six puissants spicules, longs, larges et tricarénés, ainsi qu'à des épines très ténues. Un tissu spongieux extrêmement délicat, arachnoïdal peut-on dire, entoure immédiatement la coque médullaire. Il est fait de fils très ténus, tendus entre l'apex des épines et les extrémités de courtes branches dépendant des trois carènes spiculaires. La coque spongieuse ne dépasse guère un diamètre de 60 μ; comme chez beaucoup de Spongosphaeridés, elle est cependant plus développée au niveau de chaque spicule. C1 : 19 μ. C2 : 60 μ. Longueur des spicules : 270 μ. Largeur des spicules : 7 μ. Capsule centrale (40 μ). Fusules peu nombreuses, espacées, relativement grosses. Un gros axoplaste centronucléaire. Noyau de petite taille, subsphérique, peu colorable. Cytoplasme creusé de grosses vacuoles et comprenant de nombreuses sphérules éosinophiles. Pas de cytoplasme axoflagellaire.

Baie d'Alger : avril 1 000-500 mètres.

Sous-famille des Plegmosphaerinae

Les Plegmosphaerinae sont pourvus, comme les Spongosphaerinae précédemment étudiés, d'une seule coque spongieuse, corticale. Ils sont généralement dépourvus de microsphère; lorsque celle-ci est présente, elle n'a pas de forme nettement définie, et les trabécules siliceuses qui en partent ne tardent pas à se dichotomiser, à se ramifier et à se perdre dans la trame spongieuse. Aussi ne peut-on parler à leur propos de spicules radiaires. Dans cette section, nous reconnaissons les genres *Plegmosphaera* et *Spongoplegma*.

Genre ***Plegmosphaera*** HAECKEL 1881.

Parmi les Spongosphaeridés, ce sont les plus aisés à reconnaître. Leur squelette, en effet, se réduit à une simple coque corticale spongieuse. Cette dernière peut être limitée (HAECKEL), soit au côté interne (sg. *Plegmosphaerella* HAECKEL), soit au côté externe (sg. *Plegmosphaeromma* HAECKEL), soit à la fois au côté externe et au côté interne (sg. *Plegmosphaeracantha* HAECKEL), par une plaque grillagée. Cette dernière manque dans le s. g. *Plegmosphaerusa*. Nous rapportons les formes étudiées aux espèces suivantes : *P.* (*Plegmosphaerusa*) *pachyplegma ; P.* (*Plegmosphaerusa*) *leptoplegma*, *P.* (*Plegmosphaeromma*) *coronata*, *P.* (*Plegmosphaerella*) *entodictyon.*

Plegmosphaera (Plegmosphaerusa) pachyplegma HAECKEL 1887 (Pl. XLVIII fig. 4).

HAECKEL caractérise ainsi cette espèce : Coque corticale (diamètre : 200 μ) laissant libre au centre du Protiste une sphère dont le rayon égale sensiblement l'épaisseur de la coque. Mailles du tissu spongieux de dix à vingt fois aussi larges que les barres le limitant.

Les exemplaires que nous rapportons à cette espèce correspondent assez bien à cette description, mais leur coque a un diamètre égal ou supérieur à 300 μ. Nous remarquons, en outre, que l'épaisseur de la coque est fonction de l'âge du Radiolaire. Ce qui, au cours de la croissance, conserve une valeur constante, c'est le diamètre de la sphère interne (140 μ). Malheureusement, ce dernier diffère peu de celui que l'on rencontre dans d'autres espèces et ne présente donc pas un gros intérêt taxonomique. Un seul individu étudié en coupe. Cytologie banale du type *Plegmosphaera leptoplegma.*

Baie d'Alger : janvier 200 mètres.

Plegmosphaera (Plegmosphaerusa) leptoplegma HAECKEL 1887 (Pl. XXV fig. 6, Pl. XLVIII fig. 5).

On distinguera aisément cette espèce de la précédente à son tissu spongieux plus épais (épaisseur égale au diamètre de la sphère centrale) beaucoup plus délicat par suite de l'extrême ténuité des trabécules qui le limitent. Un simple coup d'œil sur les figures 4 et 5 de la Pl. XLVIII permettra au lecteur d'apprécier les différences dont nous parlons. Diamètre de la sphère creuse : 140 μ. Diamètre de la coque : 430 μ. Capsule centrale atteignant 190 μ à membrane ténue, ne comportant que de très petites fusules. Noyau sphérique ou ovoïde à axoplaste bien développé. Zone ergastoplasmique périnucléaire mal individualisée. Endoplasme creusé de grosses vacuoles plus ou moins radiairement disposées. Corps extracapsulaire non observé.

Baie d'Alger : janvier 200, octobre 200-300 mètres.

Plegmosphaera (Plegmosphaeromma) coronata nov. sp. (Pl. XXV fig. 5 et Pl. XLVIII fig. 2 et 3).

Cette belle espèce, fréquente dans nos planctons, a sa coque spongieuse (300 μ) limitée au côté externe seulement par une plaque grillagée semblable à celle décrite par HAECKEL chez *P. exodictyon*, mais ici, la coque est relativement peu épaisse et laisse au centre du Protiste une sphère libre de tout tissu spongieux (diamètre : 170 μ). Les mailles de la coque sont lâches et limitées par des trabécules minces.

Capsule de grande taille (maximum observé : 290 μ) colorée en rouge. Membrane capsulaire ténue, supportant de très petites fusules. Noyau elliptique avec hétérochromatine peu abondante. Nucléoles sous forme de petits anneaux groupés en amas. Axoplaste petit. Ergastoplasme périnucléaire bien développé, fait de 6 à 10 couches lamellaires concentriques assez espacées les unes des autres. Endoplasme creusé de nombreuses vacuoles à disposition radiaire. Il est farci de sphérules lipidiques (?) et contient en outre, des cristaux éosinophiles cubiques. Présence constante, dans la membrane capsulaire, de très nombreux cristaux protidiques réfringents, à peu de chose près semblables à ceux qui se forment au moment de la sporogenèse. Pas de Xanthelles. Sporogenèse observée en janvier, mars et avril.

Baie d'Alger : janvier 200-500, février 100-500-600-900 mètres, mars surface, avril 200, mai 700, novembre 0-700 mètres et décembre surface.

Plegmosphaera (Plegmosphaerella) entodictyon HAECKEL 1887 (Pl. XLVIII fig. 1).

Dans cette espèce, le tissu spongieux est très grossier; il est fait de mailles larges que limitent de puissantes trabécules; il s'arrête au côté interne au niveau d'une plaque grillagée, régulière, tandis que, au côté externe, il présente une infinité de trabécules ou d'épines fourchues ou non. Dans les individus adultes, le diamètre de la sphère centrale (70 μ) est sensiblement égal à l'épaisseur de la coque. Diamètre de la coque : 230 μ.

Du point de vue de la structure du corps mou, *P. entodictyon* rappelle d'assez près *Diplospongus dendrophorus*. Les caractères différentiels, cependant, sont nets. Capsule centrale colorée en rouge et pouvant atteindre un diamètre de 450 μ. Noyau subsphérique, faiblement lobé, avec nombreux chromosomes hétérochromatiques, disposés sous forme d'amas pelotonnés. Axoplaste polygonal, creux. Ergastoplasme périnucléaire toujours net, mais inégalement développé selon les individus. Endoplasme avec nombreux alvéoles répartis en deux couches, l'une adjacente à l'ergastoplasme, l'autre corticale. Nombreuses inclusions lipidiques, irrégulièrement réparties. Pas de cristaux cubiques éosinophiles. Corps extracapsu-

laire semblable à celui de *Diplospongus dendrophorus*. Des Xanthelles. Sporogenèse observée en novembre (se déroule comme chez *Centrocubus*).

Baie d'Alger : janvier 200, février 0-500-700, avril 100, septembre 100, octobre 200, novembre 500, décembre 500 mètres.

Genre ***Spongoplegma*** HAECKEL 1881.

Ce genre diffère principalement de *Plegmosphaera* par la possession d'une microsphère. Celle-ci est immédiatement entourée de tissu spongieux, né de la ramification de trabécules radiaires. Chez *Spongoplegma antarticum*, selon HAECKEL, les pores de la coque centrale sont circulaires. Dans les espèces que nous avons observées, ils sont de forme et de taille très irrégulières.

Spongoplegma rugosa nov. sp. (Pl. XLVI fig. 3, Pl. XLVIII fig. 6).

Microsphère à pores larges, irrégulièrement polygonaux. De huit à dix trabécules radiaires donnant naissance au tissu spongieux. Ce dernier, non limité extérieurement par une plaque grillagée, et assez grossier, rappelle d'assez près celui de *Plegmosphaera entodictyon*. C 1 : 25 μ. C 2 : 320 μ.

Baie d'Alger.

Spongoplegma radians nov. sp. (Pl. XL fig. 5).

Tissu spongieux limité au côté externe par une série d'arcs-boutants, plus épais, donnant insertion à de longues épines sinueuses. Mailles du tissu spongieux assez régulières et limitées par des barres siliceuses plus grêles que dans l'espèce précédente. Microsphère grêle avec de huit à dix trabécules radiaires ténues, prolongées au-delà de la coque spongieuse sous forme d'épines sinueuses. C 1 : 20 μ. C 2 : 200 μ. Longueur des épines et portion libre des trabécules radiaires : 120 μ.

Spongoplegma radians, par sa morphologie, n'est pas sans rappeler certaines espèces du genre *Spongiomma*. Nous supposons que les formes, décrites sous ce nom, possèdent, contrairement à l'opinion de HAECKEL, une coque médullaire. Si cette opinion est exacte, *Spongiomma* tombe en synonymie avec *Spongoplegma*.

Baie d'Alger : 200 mètres en janvier.

Sous-famille des Spongodryminae

Les Spongodryminae s'écartent essentiellement des Spongosphaerinae et des Plegmosphaerinae par la possession d'un tissu spongieux médullaire adjacent à la microsphère et indépendant de celui de la coque corticale. Spicules radiaires contingents, insérés sur la microsphère et dépassant ou non la coque corticale externe. Nous rangeons dans cette sous-famille les genres *Diplospongus* MAST et *Spongodrymus* HAECKEL.

Genre ***Diplospongus*** MAST 1910 (Pl. XLV fig. 1, Pl. XXV fig. 3 et 4).

Microsphère très petite (20 μ), irrégulière, grillagée, à pores ovoïdes et donnant insertion à un nombre variable de spicules tricarénés (de 7 à 12 sur nos exemplaires). Tissu spongieux médullaire compact au point de masquer la microsphère. Il est fait de trabécules issues des carènes spiculaires. Des mailles les plus périphériques de ce tissu spongieux, naissent en grand nombre des tiges radiaires, cylindriques et épaisses, tortueuses qui se ramifient abondamment à leur extrémité. Coque corticale très nettement séparée du tissu spongieux médullaire.

Ce sont les ramifications distales des spicules radiaires et des tiges issues de C2 qui l'engendrent.

Une espèce :

Diplospongus dendrophorus Mast 1910 (Pl. XLV fig. 1, Pl. XXV fig. 3 et 4, Pl. XLVII fig. 3 et 4).

Microsphère : 20 µ. Tissu spongieux médullaire : 180 µ. Coque corticale : 650 µ. Spicules radiaires (de 8 à 10), longs de 400 à 500 µ; ils sont étroits à la base, puis brusquement élargis et nettement tricarénés au-delà du tissu spongieux médullaire. Entre le tissu spongieux médullaire et la coque corticale, ils portent des dents assez fortes; à leur apex ils sont souvent tordus. Selon les exemplaires, les spicules dépassent ou non la coque corticale spongieuse.

La structure cytologique de *Diplospongus dendrophorus* est caractéristique. La capsule centrale, dont le diamètre peut atteindre 400 µ, est irrégulièrement mamelonnée et limitée par une membrane délicate portant de nombreuses fusules. Ces dernières sont de deux sortes, les unes très petites, les autres trois fois plus grosses environ. L'endoplasme n'est pas découpé en travées radiaires, mais sa structure varie du centre à la périphérie. Il comprend : 1° une couche périnucléaire mince, assez lâchement structurée, faiblement sidérophile; 2° une zone d'alvéoles clairs (1), radiairement disposés, et d'extension relativement importante; 3° une couche dense, finement granuleuse, sidérophile; 4° enfin une couche corticale creusée de vacuoles lipidiques. De très petites vacuoles à cortex éosinophile sont dispersées dans tout l'endoplasme. Il n'y a pas de complexe axoflagellaire. Le noyau, central, est découpé en lobes d'inégale importance et mal délimités. Son axoplaste, pratiquement isolé du reste du noyau par la microsphère, est sphérique et de grande taille. Son centre est plus fortement éosinophile; il en part de très nombreux axopodes non ramifiés. Une couche gélatineuse importante entoure la capsule. En son sein, s'observent seulement quelques débris alimentaires. Il n'y a ni grains de pigments, ni Xanthelles. Dans leur partie libre, les pseudopodes, sur préparation, montrent toujours clairement leur axe éosinophile.

Baie d'Alger : janvier 200, février 600-700, avril 0-200-500, mai 200, juillet 300, octobre 500-1 000 mètres.

Genre ***Spongodrymus*** Haeckel 1881 (Pl. XXV fig. 1 et 2, Pl. XLV fig. 2).

C'est en particulier par l'absence de spicules radiaires tricarénés que ce genre diffère du précédent. Les ramifications des tiges issues du tissu spongieux médullaire sont seules à former la coque corticale spongieuse. La microsphère est toujours petite. Le tissu spongieux qui l'entoure est soit compact et peu étendu, soit plus lâche et bien développé. Dans sa diagnose du genre *Spongodrymus*, Haeckel mentionne l'existence de spicules radiaires, mais ne parle pas de coque médullaire grillagée centrale. Le désaccord avec notre propre description n'est qu'apparent : les spicules radiaires décrits par Haeckel correspondent à ce que nous appelons tiges radiaires; quant à la microsphère, elle est bien souvent difficile à observer, masquée qu'elle est par le tissu spongieux qui l'entoure; nous supposons qu'elle a échappé jusqu'ici à l'observation. Nous connaissons deux espèces de ce genre : *S. elaphococcus* et *S. gracilis*.

---

(1) Il s'agit peut-être de vacuoles dont le contenu lipidique a été solubilisé en cours de fixation ou de montage de la préparation.

Spongodrymus elaphococcus HAECKEL 1887 (Pl. XXV fig. 1 et 2, Pl. XLVII fig. 1).

Microsphère : 20 μ. Le tissu spongieux qui l'entoure est très compact; ses mailles sont petites, régulières, limitées par des trabécules fines dépendant de fibrilles radiaires qui rayonnent à partir de la coque centrale. Les tiges auxquelles donne naissance le tissu spongieux médullaire sont cylindriques, tortueuses, épaisses; leurs ramifications apicales engendrent une coque spongieuse, corticale (d : 700 μ), délicate mais plus épaisse que dans l'espèce suivante.
Distance de C2 à C3 : 20 μ. Capsule centrale atteignant 450 μ de diamètre.

Baie d'Alger : septembre 1 000, octobre 800 mètres.

Spongodrymus gracilis nov. sp. (Pl. XLV fig. 2, Pl. XLVII fig. 2).

On distinguera cette très belle espèce de la précédente aux caractères suivants : Microsphère : 20 μ, entourée d'un tissu spongieux médullaire, délicat, très *développé*, aux mailles losangiques, assez lâches. Tigelles radiaires très grêles. Coque corticale (d : 550 μ) spongieuse, peu épaisse (20 μ) régulière. Capsule centrale atteignant 400 μ de diamètre. Membrane capsulaire très fine à fusules nombreuses, mais de très petite taille. Endoplasme creusé de vacuoles radiairement disposées. Un cytoplasme axoflagellaire bien différencié, aboutissant à des fusules de plus forte taille. Noyau lobé à gros axoplaste sphérique. Pas de Xanthelles.

Baie d'Alger : avril 1 000 mètres.

II. — FAMILLE DES RHIZOSPHAERIDAE

Les représentants de cette famille possèdent une microsphère spongieuse, ou plus exactement spumeuse. La coque corticale peut être spongieuse; plus généralement elle est grillagée mais alors, elle s'entoure fréquemment, au côté externe, dans les individus âgés, d'un tissu spongieux bien développé. La microsphère, délimite une cavité centrale de petit diamètre, mais sa paroi, faite d'un tissu spongieux, est très épaisse. Aussi son diamètre excède-t-il parfois 100 μ. Primitivement les alvéoles du tissu spongieux sont gros, mais les barres épaisses qui les limitent ont tôt fait de s'adjoindre des branches qui en toute direction établissent des cloisons secondaires. Au cours de la croissance, d'autres alvéoles se forment au côté externe de la coque spumeuse. Des plus périphériques d'entre eux naissent les spicules radiaires; puis des barres d'union relient à leur base ces derniers, contribuant de la sorte à accroître le squelette microsphérien. En coupe optique et à certains stades de son développement, la coque spumeuse en impose parfois pour deux coques concentriques qui seraient reliées l'une à l'autre par de nombreuses trabécules. C'est ce qui explique l'interprétation de HAECKEL (1862) pour qui *Rhizosphaera* aurait 2 coques médullaires concentriques. Nous plaçons parmi les Rhizosphaeridés les genres *Rhizosphaera* et *Actinosphaera*.

Genre ***Rhizosphaera*** HAECKEL 1860.

Microsphère spumeuse pouvant envahir une grande partie de la capsule centrale (diamètre maximum : 100 μ). Coque corticale, soit spongieuse, soit grillagée, régulièrement sphérique ou bosselée selon les espèces, toujours perforée par de nombreux spicules radiaires, doublée ou non au côté externe d'un tissu spongieux. Celui-ci a pour origine des ramifi-

cations des spicules auxquelles se mêlent parfois les branches issues d'épines couvrant la coque.

Les espèces du genre *Rhizosphaera* sont délicates à reconnaître à cause de leur polymorphisme. Elles se répartissent en deux grandes catégories selon que la coque externe est spongieuse ou grillagée.

Tous les Rhizosphaera présentent à peu près la même structure cytologique (Pl. XXXIV fig. 1). Leur capsule centrale, très régulière et dont le diamètre peut atteindre 260 μ, est limitée par une membrane délicate dont les fusules, assez nombreuses, sont peu accusées. L'endoplasme dans bien des cas, est nettement découpé en travées radiaires plus ou moins indépendantes les unes des autres. Il est très basophile, finement vacuolaire, et renferme trois sortes d'inclusions (Pl. XXIV fig. 1) : 1° de grosses vacuoles claires orientées radiairement et contre le bord desquelles, après fixation osmiée, s'observe toujours une petite masse éosinophile irrégulière. De telles vacuoles, sur le vivant, semblent dépourvues d'inclusions; elles correspondent sans doute à celles que Haeckel désigne sous le nom de « kugeligen wasserhellen Bläschen »; 2° des sphérules faiblement éosinophiles et osmioréductrices dont le centre est occupé par un cristal de nature inconnue; 3° de grosses gouttelettes graisseuses, très osmiophiles, disposées sous le cortex de la capsule. Dans tous les individus observés, la microsphère est partiellement intranucléaire; le noyau proprement dit, très chromatique, s'en trouve déchiqueté sur les bords. Il contient un gros axoplaste duquel rayonnent de puissants axopodes. Il n'y a pas de cytoplasme axoflagellaire. De nombreux granules pigmentaires sont mêlés dans la gelée extracapsulaire aux déchets alimentaires dont l'ensemble concourt à la formation d'une sorte de phaeodium. Comme il est de règle dans la majorité des Sphaerellaires, les pseudopodes, dans leur portion libre, laissent observer en toute netteté un axe éosinophile. Pas de Xanthelles. Sporogenèse non observée. Protiste fréquemment parasité par des Péridiniens des genres *Solenodinium* et *Dubosquodinium*.

Espèces à coque corticale spongieuse :

Rhizosphaera helicoïdalis nov. sp. (Pl. L fig. 1).

Microsphère pouvant atteindre une grande taille (100 μ). Des alvéoles les plus périphériques de cette dernière, partent de nombreux spicules radiaires, tricarénés, d'abord droits, puis tordus en hélice dans leur partie apicale. Coque corticale (340 μ), peu épaisse (40-45 μ), faite d'un réseau spongieux très ténu, à mailles lâches et irrégulières. Longueur moyenne des spicules : 180 μ. Longueur de la partie libre de ces derniers : 60 μ environ.

Rhizosphaera algerica nov. sp. (Pl. L fig. 3).

Microsphère à organisation moins anarchique que celle de l'espèce précédente. Spicules radiaires nombreux, tricarénés, droits même à l'apex. Coque corticale peu développée, faite de trabécules assez épaisses, correspondant à deux verticilles de branches issues des carènes spiculaires. Microsphère : 80-90 μ. Coque corticale d : 260 μ. Épaisseur : 20 μ. Longueur des spicules : 130 μ. Portion libre des spicules : 20 μ à 30 μ.

Espèces à coque corticale grillagée :

Cette section renferme quatre espèces principales, aisément reconnaissables à la forme de la coque corticale qui est soit régulièrement sphérique, soit très irrégulièrement bosselée.

Rhizosphaera haeckeli nov. sp. (Pl. IL fig. 1 à 4, Pl. L fig. 4).

Microsphère ne limitant pas de cavité centrale, du moins chez l'adulte. Coque corticale régulièrement sphérique, à mailles polygonales (individus jeunes), circulaires ou ovoïdes

(individus âgés), de taille inégale et limitées par des barres siliceuses dont l'épaisseur varie de 4 à 8 μ. Nombreux spicules radiaires tricarénés, droits, perforant la coque. Celle-ci est dépourvue d'épines. Microsphère : 100 μ. Coque corticale : 225-230 μ. Espace compris entre C 1 et C 2 : 80 μ. Longueur des spicules : 130-135 μ. Portion libre des spicules : 40-45 μ.

Nous rapportons à cette espèce à la fois des *Rhizosphaera* dont les spicules sont épineux dans leur portion libre, et d'autres qui possèdent des vestiges de tissu spongieux doublant la coque grillagée au côté externe. Ces exemplaires ne sont pas parmi ceux dont la coque externe est la plus épaisse. L'individualisation d'un tissu spongieux n'est donc pas fonction uniquement de l'âge du Protiste. Il dépend peut-être de quelques variations génétiques, mais plus vraisemblablement des conditions de milieu.

Rhizosphaera spongiosa nov. sp. (Pl. LI fig. 5).

Cette espèce, que nous avions considérée tout d'abord comme une forme évolutive de *R. haeckeli*, se singularise par la possession d'un tissu spongieux doublant la coque corticale, mais indépendant de cette dernière. Il a pour origine des trabécules issues à la fois des spicules et des puissantes épines qui recouvrent la coque corticale. Cette dernière est grillagée, régulière. C 1 : 100 μ. C 2 : 240 μ. C 3 : 330 μ. Espace entre C 1 et C 2 : 50 μ, et entre C 2 et C 3 : 35 μ. Longueur des spicules : 110-120 μ. Longueur des épines : 60 μ.

Rhizosphaera trigonacantha HAECKEL 1862 (Pl. L fig. 2 squelette, Pl. LI fig. 1-2-3 et 6, Pl. LIX fig. 1).

R. trigonacantha diffère de *R. haeckeli* surtout par sa coque corticale externe qui est bosselée et irrégulière. Le fait est dû à ce que les trabécules qui la forment naissent obliquement par rapport aux spicules. C'est au point d'émergence de ces derniers, que la coque a son diamètre le plus faible. *R. trigonacantha* est une espèce très polymorphe comportant deux formes extrêmes différant par la taille des spicules et par le diamètre de la coque corticale.

a) *Formes à grande coque corticale et à spicules longs* (Pl. LI fig. 1 et 6). Microsphère : 100 μ environ. Coque corticale : 270 μ. Longueur des spicules : 100-110 μ. Distance entre microsphère et coque corticale : 75-80 μ.

b) *Formes à petite coque corticale et à spicules courts* (forme nana) (Pl. LVIX fig. 1, Pl. LI fig. 2 et 3). Microsphère : 100 μ environ. Coque corticale : 200 μ. Longueur des spicules : 70 μ. Espace entre microsphère et coque corticale : 28-30 μ.

Formes à grands et formes à petits spicules ont leur coque externe soit lisse, soit hérissée de spinules, soit comme chez *R. haeckeli* doublée extérieurement de quelque vestige de tissu spongieux (Pl. L. fig. 2).

Rhizosphaera drymodes nov. sp. (= ? *Pityomma drymodes* HAECKEL) (Pl. LI fig. 4).

Dans cette espèce, le squelette est relativement grêle. La microsphère comprend de larges alvéoles centraux et des alvéoles périphériques de très petit diamètre. Il en part un grand nombre de spicules tricarénés, mais fins et longs. La coque corticale, irrégulière, a des pores ovoïdes ou sphériques, inégaux, mais tous de petite taille. Elle est couverte d'épines qui s'unissent à la coque par l'intermédiaire de piliers en saillie. Épines et portions libres des spicules portent ici ou là quelques branches dont certaines s'anastomosent. Microsphère : 100 μ. C 2 : 240 μ. Espace entre microsphère et C 2 : 60 μ. Longueur des spicules : 140 μ. Longueur des épines : 40-60 μ.

Baie d'Alger : janvier 0-200, février 0-500, avril 0-200-500, juin 300, octobre 200-300-500-1 000, novembre 0-100 mètres.

Genre **Actinosphaera** nov. gen. (Pl. LII fig. 1 à 4).

Ce nouveau genre ne concerne pas des Radiolaires inédits. Il désigne simplement certains Sphaeroïdés classés à tort par Haeckel dans le genre *Haliomma*. Il s'agit d'*Haliomma capillaceum* et d'*H. erinaceum.*

C'est tout d'abord l'étude cytologique qui nous a permis d'entrevoir les affinités de ces deux formes avec les Rhizosphaeridés. Étudiant alors la croissance de leur squelette, nous nous sommes convaincus que, d'une façon très générale, la microsphère primitivement grillagée se complique peu à peu par adjonction, au côté externe, d'un grand nombre de trabécules surnuméraires; de grillagée, elle devient spumeuse. Avec l'âge, un tissu spongieux, analogue à celui des *Rhizosphaera* vient également doubler la coque corticale. *Haliomma capillaceum* et *erinaceum* ont donc un squelette assez comparable à celui des *Rhizosphaera.* Il n'est même qu'un seul caractère qui, au premier coup d'œil, permette de distinguer *Actino sphaera* et *Rhizosphaera :* c'est chez *Rhizosphaera* seulement que les spicules radiaires perforent la coque corticale. Cette dernière, chez *Actinosphaera,* porte uniquement des épines. Par cette affirmation nous nous mettons en contradiction avec les données de Haeckel, de Popofsky, voire d'autres auteurs classiques. C'est que ces auteurs très vraisemblablement ont nommé *H. capillaceum* ou *erinaceum* des Sphaerellaires qui en réalité sont des *Rhizosphaera* du type *haeckeli.*

Comme nous observons dans notre matériel tous les intermédiaires entre individus pourvus d'une microsphère grillagée et ceux qui possèdent une coque spumeuse, nous ne voyons pas la possibilité de créer des espèces distinctes. Nous engloberons toutes ces formes sous un même nom spécifique, celui d'*Actinosphaera capillaceum.*

Sur coupe (Pl. XX fig. 1), on différenciera très aisément un *Actinosphaera* d'un *Rhizosphaera.* Chez *Actinosphaera,* la membrane capsulaire est plus épaisse et certaines de ses fusules offrent un développement remarquable (Pl. XXXIV fig. 2). L'endoplasme à disposition radiaire plus ou moins nette contient également un très grand nombre de vacuoles à contenu hyalin; les enclaves lipidiques sont représentées par quelques grosses sphérules osmioréductrices dispersées dans le plasma. Pas de cytoplasme axoflagellaire. Le noyau est subsphérique à contours nets; il renferme un grand nombre de nucléoles d'assez forte taille. L'axoplaste et les axopodes sont comparables à ceux des Rhizosphaera. Pas de Xanthelles.

La diagnose de cette espèce sera la suivante :

Actinosphaera capillaceum Haeckel 1862 (Pl. LII fig. 1 à 4).

Microsphère généralement spumeuse. Coque corticale, grillagée, à mailles polygonales (individus jeunes) ou ovoïdes (individus âgés). Nombreux spicules grêles en forme de baguettes cylindriques ne perforant pas la coque corticale; celle-ci porte uniquement des épines qui parfois poussent des branches latérales qui s'anastomosent et donnent un tissu spongieux. C 1 : 27 µ. C 2 : 250 µ. Longueur des épines : de 35 à 65 µ. (Il est bon de remarquer qu'au sens de Haeckel les *Actinomma* à spicules branchus font partie du genre *Elatomma;* ceux, par contre, qui possèdent un tissu spongieux périphérique (3e coque) doivent être rangés dans le genre *Actinomma.*)

Baie d'Alger : janvier 0-200 mètres, février, mars, avril, juin et décembre en surface.

III. — FAMILLE DES THECOSPHAERIDAE

Nous incorporons dans ce groupe tous les Centroaxoplastidiés dont microsphère et coques corticales sont grillagées sphériques. Comme chez les Spongosphaeridae, la microsphère dépasse rarement un diamètre de 30 µ. Les espèces observées par nous appartiennent aux genres *Hexacontium*, *Actinomma* et *Thecosphaera*.

Genre ***Hexacontium*** HAECKEL 1881.

Trois coques concentriques grillagées dont la plus interne (microsphère) est toujours intranucléaire. Six spicules radiaires tricarénés, droits ou tordus, opposés par paire dans des plans perpendiculaires entre eux. Coque corticale externe, couverte ou non d'épines simples ou dichotomisées. La structure cytologique (Pl. XXXIII fig. 4 et Pl. XXXV fig. 4) des Hexacontium s'écarte peu de celle des autres Centroaxoplastidiés. Nous noterons simplement à leur sujet la présence fréquente d'un cytoplasme axoflagellaire et celles d'inclusions éosinophiles cubiques dans l'endoplasme.

HAECKEL distingue les différentes espèces d'*Hexacontium* d'après la forme des pores de la coque corticale (pores irréguliers ou non), la présence sur celle-ci de papilles ou d'épines accessoires, etc. Il s'agit là de caractères peu précis, variables selon le stade de croissance et toujours difficiles à apprécier. Néanmoins nous avons reconnu, dans le plancton d'Alger, *H. asteraconthion*, *H. setosum*, *H. drymodes* HAECKEL (Pl. LIII fig. 2). Nous avons observé, en outre, une espèce que nous croyons nouvelle et pour laquelle nous proposons le nom ***Hexacontium arachnoïdale*** nov. sp. (Pl. LIII fig. 1). L'originalité de celle-ci tient au fait que C 2 porte des épines grêles, dichotomisées, dont les branches, s'anastomosant, forment un tissu arachnoïdal, lâche, remplissant l'espace compris entre C 2 et C 3. C 1 : 25 µ, et C 2 : 50 µ, à pores circulaires. C 3 : 175 µ, épaisse, à pores très irréguliers, souvent de grande taille (45 µ) et sans cadre hexagonal. Spicules droits (portion libre : 70 µ, épaisseur : 20 µ). Nombreuses épines accessoires, courtes (30 µ).

Genre ***Actinomma*** HAECKEL 1862.

Parmi les Sphaeroïdés ayant trois coques et de nombreux spicules radiaires, HAECKEL distingue les genres *Actinomma Echinomma* et *Pityomma*, selon que la coque externe est lisse ou pourvue d'épines simples ou ramifiées. Le critère différentiel utilisé paraît peu significatif; une même espèce selon son stade évolutif pouvant avoir (voir plus loin), soit une coque lisse, soit une coque épineuse. Toutes ces formes sont à réunir en un seul genre, le genre *Actinomma*. Il convient cependant, et cela va sans dire, de rayer du genre *Actinomma* un certain nombre de formes qui ne sont pas des Thécosphaeridés (grande taille de leur coque médullaire). Nous prendrons comme type *Actinomma mediterranensis* (1).

Actinomma mediterranensis nov. sp. (Pl. LIV fig. 2-3-4).

Forme de taille relativement petite et mimant, au premier abord, *Hexacontium asteraconthion*. On la distingue aisément de cette dernière par ses spicules plus nombreux et plus grêles. Dans les individus en fin de croissance (capsule centrale : 98 µ), les coques sont relativement très épaisses et pourvues de pores ovoïdes, assez semblables entre eux. Ceux de la coque externe sont prolongés au côté interne par un tube conique très court. La surface

(1) C'est le seul *Actinomma* que nous ayons pu convenablement étudier. Il nous est arrivé d'observer *A. trinacrium*, mais nos coupes sont mauvaises, et ne peuvent être correctement interprétées.

externe de C 3 porte quelques épines courtes. Le nombre des spicules est généralement supérieur à 12, même dans les formes jeunes. Ces spicules, progressivement accuminés, toujours droits, sont tricarénés de leur origine à l'apex. Par ce dernier détail, ils ressemblent entièrement à ceux d'*Hexacontium asteraconthion.* Leur portion libre atteint de 40 à 60 μ pour une largeur maxima de 12 μ; entre C 3 et C 2, leur diamètre n'est plus que de 6 μ environ, tandis que la portion qui relie C 1 à C 2 est très grêle.

A plusieurs reprises, nous avons observé divers stades de croissance de cet *Actinomma.* Les plus jeunes d'entre eux, déjà pourvus de 12 spicules, montrent à peine l'amorce de la dernière coque corticale. Les pores de la coque médullaire sont relativement gros (cf. fig. 2 Pl. LIV). D'autres spécimens ont une coque corticale complète, mais très délicate et presque entièrement dépourvue d'épines. Fait à noter, certains spicules surnuméraires ne percent pas encore C 3 et se présentent sous forme de simples barres anastomotiques reliant les coques. On note aussi l'existence de jeunes spicules libres qui sont plus grêles que ceux formés initialement et pas encore tricarénés. Dans les exemplaires dont la capsule centrale ne dépasse pas 80 μ, C 3 est relativement épaisse, elle porte déjà de longues épines, mais ses pores ne sont pas prolongés au côté interne par un tube conique. Les coques mesurent respectivement 20, 40 et 100 μ. Les barres unissant C 1 à C 2 ne correspondent pas toutes à des spicules.

Baie d'Alger : mars 1955, 0-500 mètres.

Genre ***Thecosphaera*** HAECKEL 1881.

C'est principalement par l'absence de spicules radiaires (1) que le genre *Thecosphaera* se différencie du genre *Actinomma.* Des trabécules épaisses, parfois dichotomisées, relient les coques entre elles, mais ne se correspondent pas d'une coque à l'autre. La coque la plus périphérique est soit lisse, soit pourvue de papilles ou d'épines. Ainsi défini, le genre *Thecosphaera* comprend, outre les espèces classiques, un certain nombre de formes placées jusqu'ici dans le genre *Actinomma.* Deux espèces étudiées : *T. bulbosa* nov. sp. et *T. radians* nov. sp.

Thecosphaera bulbosa nov. sp. (Pl. LIII fig. 3).

C 1 : 20 μ, à gros pores circulaires. C 2 : 40 μ, pores plus petits, circulaires. C 3 : 95 μ, pores circulaires ou ovoïdes, irréguliers; de place en place, de petits bulbes portant chacun une très courte épine. Barres reliant les coques les unes aux autres, épaisses, souvent tordues ou ramifiées. Capsule centrale 75 à 80 μ

Baie d'Alger : avril 500, octobre 100-300, novembre 100 et décembre 100 mètres.

Thecosphaera radians nov. sp. (Pl. LIII fig. 4).

A s'en tenir aux définitions classiques, cette espèce dont la coque externe est hérissée d'épines, devrait trouver place parmi les *Actinommantha* (sous-genre des *Actinomma*). L'absence de spicules radiaires ne justifie pas cette manière de voir. C 1 : 20 μ, C 2 : 41 μ, à pores ovoïdes. C 3 : 95 μ, pores circulaires, situés au fond d'entonnoir dont le bord supérieur est hexagonal. Une épine fine à chaque point nodal.

Baie d'Alger.

(1) Les trabécules reliant C 2 à C 3 chez un *Thecosphaera,* peuvent à l'occasion saillir plus ou moins hors de la coque externe, comme chez *Thecosphaera* (*Actinomma*) *brevispiculum* décrit par POPOFSKY (1913-Deutsch-Südpolar Exp. Bd. XIII, Tafel II) et retrouvé par nous-mêmes, dans le plancton de la Baie d'Alger.

CHAPITRE III

LES ANAXOPLASTIDIÉS

Les Anaxoplastidiés, ainsi nommés parce que dépourvus d'axoplaste, sont parmi les Sphaeroïdés les plus simples à identifier. Ils se répartissent en deux familles bien distinctes à la fois par la morphologie du squelette et par celle du corps mou : les *Macrosphaeridae*, dépourvus de microsphère et dont le noyau est sphérique et central, et les *Centrocubidae*, qui possèdent une microsphère cubique, et dont le noyau lobé est excentrique.

La coque la plus interne des *Macrosphaeridae* (C 1) a toujours un diamètre supérieur à 50 μ. Elle est rigide, généralement délicate, à mailles hexagonales régulières, plus rarement épaissie et à pores circulaires; elle donne naissance au côté interne, sauf rares exceptions, à de fines baguettes siliceuses en nombre variable, indépendantes des spicules, et se terminant isolément dans l'endoplasme, après avoir ou non refoulé la membrane nucléaire. Elle porte ou non, selon les cas, des spicules et des épines. Elle coexiste ou non avec une ou plusieurs coques plus périphériques de structure variée.

Du point de vue cytologique, les *Macrosphaeridae* sont extrêmement voisins les uns des autres. Le noyau en est l'un des éléments caractéristiques. A l'état végétatif, il se présente sous forme d'une sphère à peu près régulière que limite une membrane de très grande épaisseur. En son sein, s'observent des nucléoles de très grande taille, de structure d'ailleurs complexe. Le plasma endocapsulaire comprend deux éléments distincts semblant jouir, si paradoxal que cela puisse paraître, d'une certaine autonomie morphologique et physiologique : l'*endoplasme proprement dit*, au sein duquel s'accumulent les réserves (lipides, sphérules albuminoïdes à concrétions internes, vacuoles hyalines...) et les *colonnettes pseudopodiques* qui prennent part à la formation des organes de prédation, de locomotion, et qui assurent la vie trophique du Protiste. Les colonnettes pseudopodiques dont la structure a été décrite ci-dessus, s'adossent contre la membrane nucléaire, puis traversent l'endoplasme en direction des fusules. Dans chaque colonnette, se trouve une fine baguette axopodique. L'ectoplasme dépourvu de Xanthelles renferme des sphérules pigmentaires, soit uniformément réparties contre la capsule ou entre les lobes, soit groupées aux deux pôles de cette dernière.

Nous groupons dans les *Macrosphaeridae*, un certain nombre d'Astrosphaeridés considérés classiquement, les uns comme Spongosphaeridés, les autres comme Mono-, Di- ou Polysphaeridés. Nous incorporons, en outre, dans cette section, des formes inédites qui, selon les données de HAECKEL, devraient prendre place, soit dans les Staurosphaeridés, soit dans les Cubosphaeridés (voir liste ci-dessous).

Les *Centrocubidae*, représentés par les seuls genres *Centrocubus* et *Octodendron*, sont bien différents à tous égards des formes précédentes. Ils possèdent une microsphère sensiblement cubique, toujours intracapsulaire, et située en dehors du noyau. Les spicules qui en partent sont à l'origine d'un tissu spongieux épais. Le noyau des *Centrocubidae* n'est sphérique et central que dans les formes jeunes. Chez l'adulte, il se trouve refoulé latéralement par la microsphère, et il se lobe un grand nombre de fois. Une membrane relativement mince, non accolée à la masse chromatique, et hérissée de nombreuses papilles le limite. Il n'y a pas de gros nucléoles semblables à ceux des *Macrosphaeridae*. Le plasma endocapsulaire répond à la description donnée ci-dessus à propos des *Macrosphaeridae*. Les colonnettes pseudopodiques offrent souvent un développement considérable. Chacune d'elles aboutit à une fusule capsulaire de très grosse taille. La membrane capsulaire porte, en outre, des fusules plus petites par lesquelles l'endoplasme filtre à l'extérieur sous forme de pseudopodes réticulés.

Les Anaxoplastidiés tels qu'ils viennent d'être définis comprennent entre autres les genres et les espèces suivants :

I. MACROSPHAERIDAE

Haplosphaera spherica nov. gen. nov. sp.
Acanthosphaera (EHRENBERG *pro parte*).
Diplosphaera hexagonalis, HAECKEL 1887.
Diplosphaera ramosissima nov. sp.
Diplosphaera cachoni nov. sp.
Rhizoplegma radicatum, HAECKEL 1887.
Rhizoplegma verticillata (= *Spongopila verticillata*), HAECKEL 1887.
Thalassoplegma tenuis nov. gen. nov. sp.
Lychnosphaera regina, HAECKEL 1881.
Arachnosphaera oligacantha, HAECKEL 1862.
Haeckeliella macrodoras (HAECKEL 1887) nov. gen.
Cladococcus viminalis, HAECKEL 1862.
Cladococcus spinifer, HAECKEL 1887.
Cladococcus pinetum, HAECKEL 1887.
Cladococcus lychnosphaerae nov. sp. (= *Heteracantha elegans*, MAST 1910).
Elaphococcus cervicornis, HAECKEL 1862.
Porococcus enigmaticus nov. gen. nov. sp.

II. CENTROCUBIDAE

Centrocubus mediterranensis nov. sp.
Octodendron hamuliferum nov. sp.
Octodendron arachnoïdale nov. sp.
Octodendron spathillatum, HAECKEL 1887.

I. — FAMILLE DES MACROSPHAERIDAE

Les Macrosphaeridae peuvent être génériquement déterminés grâce au tableau dichotomique suivant :

1. Macrosphère seule présente
   - *a*) Macrosphère sans épines, ni spicules — g. *Haplosphaera*
   - *b*) Macrosphère avec épines, sans spicules — g. *Acanthosphaera* (?)
   - *c*) Macrosphère avec spicules tricarénés ou non — g. *Cladococcus*, g. *Elaphococcus*
2. 1 coque corticale
   - *a*) Coque corticale grillagée
     - + Coque corticale à mailles triangulaires lâches — g. *Diplosphaera*
     - + Coque corticale à mailles hexagonales
       - *a*) spicules insérés sur la coque externe par 3 piliers en forme d'arc — g. *Haeckeliella*
       - *b*) spicules normaux — g. *Thalassoplegma*
   - *b*) Coque corticale spongieuse — g. *Rhizoplegma*, g. *Lychnosphaera*
3. n coques corticales — g. *Arachnosphaera*

Genre ***Haplosphaera*** nov. gen.

Nous proposons ce nouveau genre pour désigner certains Macrosphaeridés dont le squelette se réduit à une macrosphère dépourvue à la fois d'épines et de spicules. De telles formes sont classiquement, mais à tort, incorporées au genre *Cenosphaera*. Elles se distinguent de ce dernier par la régularité de la macrosphère qui envoie en direction centripète quelques trabécules fines, indépendantes. Toutefois, nous reconnaissons bien volontiers, qu'au seul examen du squelette, l'identification d'Haplosphaera reste délicate. Une seule espèce.

Haplosphaera spherica nov. sp. (Pl. LXI fig. 4).

Macrosphère : 220 µ à mailles larges, hexagonales, assez régulières limitées par des trabécules ténues. Trabécules internes courtes et peu nombreuses. Capsule centrale (diamètre : 55 µ). Les exemplaires récoltés n'ont pas été étudiés en coupes histologiques.

Baie d'Alger : octobre 1956, 200 mètres.

A côté du genre *Haplosphaera*, prennent peut-être place certaines espèces du genre *Acanthosphaera* EHRENBERG 1858 (pl. LV fig. 5 et 6). Faute d'avoir pu étudier un matériel suffisant, nous ne pouvons toutefois l'affirmer. Par ailleurs, nous mettons en garde le lecteur contre une confusion possible entre des Périaxoplastidiés du type *Stigmosphaera* et les stades jeunes de *Diplosphaera*, d'*Arachnosphaera* et *Acanthosphaera*.

Genres ***Cladococcus*** MÜLLER 1856 et ***Elaphococcus*** HAECKEL 1887.

Squelette réduit à une macrosphère portant des spicules et parfois aussi des épines. Chez *Cladococcus* les spicules sont épineux ou diversement ramifiés, chez *Elaphococcus*, ils sont dichotomisés d'une façon régulière. La macrosphère se présente sous des aspects bien divers

qu'il est difficile de systématiser. Elle est tantôt grêle, tantôt épaisse; ses mailles sont généralement régulières, polygonales ou sphériques, mais quelquefois aussi très inégales et sans forme géométrique. Un tel polymorphisme témoigne très certainement de l'hétérogénéité du genre *Cladococcus*.

Les espèces courantes récoltées dans le plancton de la Baie d'Alger sont : *C. viminalis* Haeckel 1862; *C. spinifer*, Haeckel 1887 et *E. cervicornis*, Haeckel 1862. Plus rare est le *C. pinetum*, Haeckel 1887 (1).

Baie d'Alger : janvier 0-200-500, février 0-100-500-700, avril 0-200, mai 200-900, juin 100-500, 0-200-300 mètres ; récoltés en surface en août, septembre, octobre, novembre et décembre.

Nous avons également observé quelques formes inédites (2) dont l'une, *Cladococcus lychnosphaerae*, mérite une mention spéciale.

C. lychnosphaerae nov. sp. (cf. genre *Heteracantha* au sens de Mast 1910) (Pl. LV fig. 1 et 2).

C'est avec beaucoup d'hésitation que nous plaçons cette espèce dans le genre Cladococcus, tant est grande sa ressemblance avec certains *Lychnosphaera* ou *Thalassoplegma*. *Cladococcus lychnosphaerae*, toutefois, n'a pas de coque corticale. La macrosphère (72 μ) à paroi très épaisse et pores circulaires (10 μ) prolongés en cône du côté externe, porte à la fois des épines et des spicules. Les épines (40 μ) sont généralement fourchues à leur extrémité. Les spicules (250 μ de long) sont puissants, tricarénés. Ils portent deux ou trois verticilles de branches, plusieurs fois bifurquées, mais non anastomosées entre elles. Capsule lobée comme chez *Lychnosphaera*. Non étudié sur coupes histologiques.

Nous considérons, bien qu'avec doute, l'individu représenté fig. 1 Pl. LV, comme un stade jeune de *C. lychnosphaerae*. Plaident en faveur d'une telle interprétation : la petite taille de la capsule centrale qui n'est pas encore lobée (45 μ), les spicules tricarénés pourvus de trois verticilles d'épines et enfin, la présence d'épines fourchues sur la macrosphère. Cette dernière a un diamètre de 70 μ environ. Notre réserve, toutefois, s'explique si l'on considère la ressemblance de *C. lychnosphaerae* avec les genres *Lychnosphaera* ou *Thalossoplegma*. Il n'est pas sûr, en effet, que notre jeune individu ne soit pas un *Thalassoplegma* n'ayant pas achevé sa croissance.

Structure de la capsule centrale chez Cladococcus et Elaphococcus.

Tous les *Cladococcus* observés par nous ont une structure cytologique extrêmement voisine et très proche de celle des *Arachnosphaera*. La capsule lobée ou non, selon les cas, est généralement entourée de granules pigmentaires colorés en bleu clair. Sa membrane porte des fusules de petite taille, peu distinctes. Leur endoplasme renferme un grand nombre de vacuoles claires qui, sur coupes histologiques, montrent en leur centre une sphérule éosinophile. Le noyau mérite une mention spéciale. La membrane qui le limite, en effet, est très épaisse et

---

(1) *C. abietinus* ou *C. stalactites* (Haeckel in Challenger) semblent correspondre à des *Haeckeliella* dont la macrosphère n'aurait pas été vue par Haeckel; le lecteur admettra qu'une telle supposition est permise en comparant les figures 3 et 4 de la planche 27 du Challenger avec les figures de la planche LVI de ce mémoire.

(2) Nous figurons, Pl. LVIII fig. 4, un curieux Cladococcus que nous croyons nouveau et que nous nommons *C. megaceros* nov. sp. Il est actuellement caractérisé par ses spicules bi- ou trifurqués à l'apex.

permet d'observer d'une façon particulièrement nette les papilles creuses sur lesquelles viennent s'insérer les colonnettes axopodiques.

Genre ***Diplosphaera*** HAECKEL 1862.

Deux coques. Macrosphère de grand diamètre à mailles généralement régulières, hexagonales. Des trabécules (4 ou 5), toujours présentes, s'enfoncent plus ou moins profondément dans le noyau. Coque externe à mailles triangulaires larges, limitées par de fines trabécules issues, par paire ou par groupe de trois, des carènes de chaque spicule, à une hauteur déterminée. Les coques se compliquent à l'occasion par adjonction, soit d'épines, soit d'arborisations plus ou moins touffues. Les branches de ces arborisations s'anastomosent ou non de façon à former un tissu spongieux délicat. Spicules puissants, dépassant toujours largement C2. Ils portent généralement, dans leur partie libre, des épines ou des ramifications disposées en verticilles, et d'autant moins développées qu'elles sont plus rapprochées de la pointe du spicule.

Ainsi défini, le genre *Diplosphaera* englobe non seulement toutes les formes désignées classiquement sous ce nom, mais aussi celles rangées dans les genres *Leptosphaera*, *Drymosphaera* et *Astrosphaera*. Ces différents noms avaient été créés par HAECKEL pour établir une distinction entre les Diplosphaeridés à coque lisse et ceux dont les coques portent des épines ou des branches. En fait, comme l'a déjà remarqué POPOFSKY (1913, p. 107), l'ornementation du squelette varie avec l'âge du Protiste; à elle seule, elle ne saurait constituer un critère générique. Une même espèce, au cours de son évolution, semble passer successivement par un stade *Leptosphaera* (les deux coques lisses), *Diplosphaera* (coque interne hérissée d'épines) ou *Drymosphaera* (coque externe hérissée d'épines), puis *Astrosphaera* (les deux coques pourvues d'épines ou d'arborisations). La croissance complète du squelette, cependant, n'a jamais été suivie de bout en bout pour une espèce donnée; il convient donc de conserver temporairement certaines dénominations spécifiques, quand bien même se rapporteraient-elles à divers stades évolutifs d'une même forme.

Les plus jeunes stades de *Diplosphaera* que nous ayons observés, n'ont qu'une seule coque corticale. A son intérieur s'observe une capsule centrale de petit diamètre rattachée à la coque, uniquement par ses pseudopodes. De tels *Diplosphaera* ne sont pas sans rappeler certains Sphaerellaires du genre *Acanthosphaera*. Diamètre de la coque, nombre et taille des spicules sont les seuls caractères différentiels que l'on puisse alors invoquer pour séparer les deux genres.

Espèces étudiées : *D. hexagonalis*, *D. ramosissima*, *D. cachoni*.

Diplosphaera hexagonalis HAECKEL 1887.

Voir diagnose *in* HAECKEL, p. 246, 1887.

Baie d'Alger : commun en surface à toutes les périodes de l'année ; février 50, mars 100, avril surface, juin 0-100-400, septembre 50, octobre 0-300 mètres, novembre surface.

Diplosphaera ramosissima nov. sp. (Pl. LVII fig. 2).

C 1 : 190 μ. Mailles hexagonales régulières, limitées par des trabécules minces dont certaines portent de petites épines tangentielles. De certains points nodaux, naissent de longues épines souples, parfois sinueuses et toujours pourvues de courtes aspérités. Certaines d'entre elles, plus longues, fusionnent avec les trabécules limitant les mailles de C 2. C 2 : 260 μ. Larges mailles triangulaires, simples, limitées par des trabécules fines d'où sont issues, sans

régularité, des baguettes siliceuses (130 μ) diversement tortillées et plusieurs fois dichotomisées. Pas d'anastomosomes entre les diverses branches, donc pas de tissu spongieux au sens strict du mot. Spicules (450 μ) puissants, tricarénés, portant dans leur partie libre de 4 à 7 verticilles de baguettes siliceuses. Les deux premiers verticilles sont faits de branches ramifiées dont l'arborisation s'imbrique avec celle de C 2.

Baie d'Alger : février 700-900, mars 500, avril 500-1 000, mai 250, novembre 200 et décembre 300 mètres.

Diplosphaera cachoni nov. sp. (Pl. LVII fig. 3).

C 1 : 170 μ. Pas de mailles hexagonales régulières, mais un lacis de trabécules siliceuses formant deux couches étroitement superposées et limitant des pores de taille et de contours très variables. Surface hérissée de baguettes spiniformes, simples ou ramifiées, toujours très irrégulièrement courbées ou tordues, et souvent plus ou moins obliquement dirigées. C 2 : 255 μ, complètement isolée de C 1 ; assez semblable à celle de *D. ramosissima*, mais branches accessoires plus courtes et parfois anastomosées. Spicules puissants, tricarénés, 400 μ de long; quatre à cinq verticilles distaux, faits de crochets munis d'aspérités et un verticille proximal composé de baguettes dichotomisées.

Baie d'Alger : rencontré en avril dans un plancton traîné à 1 000 mètres de profondeur.

Genre ***Rhizoplegma*** Haeckel 1881 (= *Spongopila* Haeckel 1887).

Genre présentant d'étroites affinités avec les *Diplosphaera*. Les espèces qu'il renferme possèdent, comme les précédentes, une macrosphère, sphérique, de grand diamètre (100 μ), à mailles hexagonales régulières, avec trabécules internes. Les spicules issus de cette coque sont puissants et portent un nombre variable de verticilles composés chacun de baguettes fines, irrégulièrement ramifiées et fusionnées les unes aux autres de façon à constituer un tissu spongieux plus ou moins important. Ce tissu spongieux est ou non, selon les espèces, adjacent à la coque interne. Les formes chez lesquelles il entoure immédiatement la macrosphère pourront être avantageusement classées dans le sous-genre *Spongopila* (Haeckel) (1). Deux espèces.

Rhizoplegma radicatum Haeckel 1887 (Pl. LVII fig. 1).

Macrosphère : 100 μ. En moyenne douze spicules tricarénés, puissants (300 μ de long), portant environ sept verticilles de branches. Seules les branches du 2e, 3e et 4e verticille contribuent à la formation du tissu spongieux.

Baie d'Alger : janvier 200, février 500-700-1 000, mars 500, avril 1 000, octobre 200-300, novembre 200, décembre 100 mètres.

Rhizoplegma verticillata (*Spongopila verticillata*) Haeckel 1887 (Pl. L fig. 5).

Macrosphère : 98 μ. Les branches des quatre premiers verticilles concourent par leurs ramifications à la constitution de la coque spongieuse.

Baie d'Alger : janvier 200, avril 500, juin 100, octobre 200-300-800, novembre 50-200 mètres.

Genre ***Thalassoplegma*** nov. gen.

Macrosphère analogue à celle des autres Macrosphaeridés, mais plus petite. Coque externe (C 2) grillagée, à mailles hexagonales. Ce sont les branches des deux derniers verticilles spiculaires qui concourent à sa formation. Une espèce.

(1) *Spongopila* pour Haeckel est un genre, non un sous-genre.

Thalassoplegma tenuis (= *Lychnosphaera tenuis*, MAST 1910) (Pl. L fig. 6 et Pl. LIX fig. 2).

Macrosphère : 70 μ. Pores (26 μ) circulaires à cadre hexagonal. Une douzaine de trabécules internes gagnant la région nucléaire et au côté externe quelques épines fourchues. C 2 (270 μ) à mailles hexagonales très irrégulières. De place en place, des spinules dirigés obliquement. Spicules (200 μ de long) au nombre de 16 à 18. Ils sont légèrement tordus et portent trois verticilles de branches. Les deux verticilles distaux sont ceux qui contribuent à former la coque grillagée. Le verticille proximal, relativement proche de la macrosphère (30 μ), émet de fines branches qui forment un délicat réseau spongieux entre les deux coques.

Baie d'Alger : mars 200, avril 500 et novembre 500 mètres.

Genre ***Lychnosphaera*** HAECKEL 1881 (Pl. XXX fig. 1).

Ce genre qui ne comprend qu'une seule espèce, *Lychnosphaera regina* HAECKEL 1881, est étroitement apparenté à *Thalassoplegma.* Il en diffère essentiellement par la possession d'une coque périphérique (C 2) spongieuse et non grillagée. La macrosphère (*d* : 60 μ) à trabécules internes bien nettes, est garnie d'épines et pourvue de pores circulaires limités par un cadre hexagonal. Douze spicules radiaires tricarénés, six à huit fois aussi longs que la macrosphère. Chaque spicule porte quatre verticilles de branches dont seuls les 2e et 3e concourent à la formation de la coque périphérique (*d* : 700 μ). Le tissu spongieux de cette dernière est lâche et de sa surface naissent de nombreuses épines zigzagantes. Le 4e verticille est terminal et comprend trois branches épaisses.

Baie d'Alger : janvier 200, février 500, mars 200-500, octobre 200 mètres.

STRUCTURE DE LA CAPSULE CENTRALE DANS LES GENRES DIPLOSPHAERA, RHIZOPLEGMA, THALASSOPLEGMA ET LYCHNOSPHAERA

Il est presque impossible, d'après la structure de leur corps cellulaire, de caractériser les différentes espèces de ces genres. Toutes possèdent en commun des pigments périacapsulaires (bleu clair, sauf chez *Lychnosphaera* où ils sont noirs). Toutes sont également dépourvues de Xanthelles. La capsule, dans l'individu adulte, est lobée au-delà de la macrosphère (Pl. XXX fig. 1 et 2). La membrane capsulaire, très ténue, épouse la forme de chaque lobe et présente des fusules sur tout son trajet; les fusules apicales, toutefois, bien que petites, sont sensiblement plus développées. Les granules pigmentaires s'insinuent entre les divers lobes. L'endoplasme est riche en lipides osmioréducteurs répartis, les uns sous forme d'une couronne périnucléaire, les autres sous forme de vacuoles isolées à l'apex des lobes. En outre, dans l'endoplasme se voient, en nombre, des vacuoles contenant en leur centre, soit une sphérule éosinophile, soit une inclusion échinoïde (Eiweiszkugeln). Les dictyosomes s'observent plus spécialement dans le cortex capsulaire. Le noyau, comme chez *Cladococcus*, est pourvu d'une membrane épaisse dont les papilles sont très évidentes. Les travées d'endoplasme homogène qui les surmontent sont d'inégale importance selon l'état de la fixation, voire selon l'âge du Protiste.

Genre ***Arachnosphaera*** HAECKEL 1862 (Pl. XLII fig. 3).

Macrosphère à mailles hexagonales très régulières, avec trabécules internes bien apparentes (1). Spicules tricarénés, en nombre variable selon les espèces, et portant de nombreux

(1) En dépit de ce fait, elles n'ont pas attiré jusqu'ici l'attention des auteurs.

verticilles de branches, source d'autant de coques entourant la macrosphère. Ces coques, dans bien des cas, ne restent pas indépendantes les unes des autres et montrent une nette tendance à s'incorporer à un tissu spongieux commun. Le nombre des verticilles spiculaires, et partant celui des coques, varie pour une même espèce, en fonction de l'âge du Protiste (voir chapitre Croissance). Les structures histologiques (Pl. XXIX fig. 1 et 2), chez *Arachnosphaera* rappellent beaucoup celles que l'on observe chez *Cladococcus*. L'ectoplasme, dépourvu de Xanthelles, est riche en granules pigmentaires colorés en brun. Ces granules sont soit uniformément répartis, soit localisés en deux amas polaires (Pl. XXII fig. 6). L'endoplasme contient des lipides et en outre de nombreuses vacuoles à sphérules éosinophiles. Le noyau ne prend pas contact avec l'endoplasme. Il baigne, en effet, dans une énorme vacuole au centre de laquelle il est maintenu par les colonnes du plasma pseudopodial. Ces colonnes sont parfois très ténues et filamenteuses; dans d'autres cas, elles sont plus épaisses, ou bien encore, elles se résolvent en nappes ramifiées. La membrane nucléaire est plus ténue que chez *Cladococcus*, mais les fusules qu'elle porte sont néanmoins fort nettes.

Baie d'Alger : janvier 200-600, février 100-200-500-700, mars 600, avril et mai surface, juin 0-400-500, septembre surface, octobre 0-200 mètres, novembre et décembre surface. Sporogenèse observée en février.

Genre ***Haeckeliella*** nov. gen.

Macrosphère (80 μ) grêle, avec trabécules internes toujours nets. Une seule coque corticale (145 μ) grillagée, portant un nombre variable, mais toujours important de spicules tricarénés, puissants, généralement dentés, branchus ou non, les branches non disposées en verticilles. Ces spicules s'insèrent sur la coque externe par trois piliers en forme d'arc. Portion des spicules unissant C 1 à C 2 toujours grêle. Capsule centrale lobée ou sphérique, selon qu'elle présente ou non un diamètre supérieur à celui de C 2. Une seule espèce.

Haeckeliella macrodoras HAECKEL 1887 (Pl. XLI fig. 5 et Pl. LVI fig. 1 à 6).

Cette espèce, extrêmement abondante dans le plancton, semble avoir été décrite par HAECKEL en 1887 sous des noms génériques et spécifiques différents : *Haliomma macrodoras*, *Elatomma pinetum*, *Cladococcus pinetum*. MAST la désigne sous le nom d'*Elatomma arborescens* MAST.

Haeckeliella macrodoras présente, en effet, un phénotype assez variable selon l'âge ou les conditions de croissance. Relativement jeune, il possède des spicules simplement dentés, et les mailles de la coque corticale externe sont irrégulièrement polygonales, limitées par des trabécules minces (cf. *Haliomma macrodoras*, fig. 6, Pl. XXVIII, HAECKEL 1887). Avec l'âge, la coque corticale externe s'épaissit; les pores, d'hexagonaux deviennent sphériques ou ovoïdes, les spicules deviennent rameux par accroissement et dichotomie de certaines épines. De telles modifications concomitantes de la croissance se compliquent de particularités dues aux conditions écologiques ambiantes. A tel mois de l'année, les exemplaires récoltés ont de longs spicules (270 μ), à tel autre, des spicules plus courts. Tantôt ces spicules sont grêles, tantôt au contraire, ils deviennent très massifs (cf. *Cladococcus stalactites*, HAECKEL 1887, Pl. XXVII fig. 4). Par ailleurs les branches spiculaires se développent, soit tout près de la coque corticale externe, soit à une distance très appréciable de celle-ci. Un tel polymorphisme justifie peut-être aux yeux de certains auteurs la création de noms spécifiques distincts. Nous n'adoptons pas cette manière de voir car, entre tous les extrêmes mentionnés, s'observent de très nombreux intermédiaires.

La capsule centrale d'*Haeckeliella* est entourée de pigments bruns. Elle est sphérique ou lobée, selon l'âge du Protiste; fait intéressant, les lobulations ne se forment qu'au-delà de la coque corticale et non à partir de la macrosphère. La membrane capsulaire, ténue, porte des fusules assez longues et mieux indiquées que dans la plupart des genres précédents. L'endoplasme renferme les enclaves caractéristiques de tout Macrosphaeridé. Le noyau, lui aussi, est typique; sur un point cependant, il mérite de retenir l'attention. Après fixation, son contenu, fréquemment, se décolle de la membrane, se rétracte et perd ses rapports avec les colonnettes endoplasmiques; mais, aux points de rupture, il s'accumule sous forme de petits renflements qui rendent plus évidentes encore, que sur une préparation normale, ses relations avec les colonnettes pseudopodiques.

Baie d'Alger : janvier 200-600, février 0-900, mars 200-500, avril 0-500, octobre 300 mètres, novembre, décembre surface.

Appendice aux Macrosphaeridae

En appendice aux Macrosphaeridés nous mentionnerons le genre ***Porococcus.*** Ce genre, avec l'unique espèce *P. enigmaticus* (Pl. LVIII fig. 1 à 3), semblerait tout d'abord faire partie des Cubosphaeridés, au sens de HAECKEL. Il possède, en effet, six (1) spicules tricarénés, opposés deux à deux et disposés selon trois axes différents. Ces spicules toutefois sont bien différents de ceux d'un *Hexastylus* ou d'un *Hexalonche*; ils sont très longs (600 μ), non tordus et peu épais à leur origine. D'autre part, *Porococcus* n'a pas la morphologie (corps mou) d'un Cubosphaeridé, mais celle d'un Anaxoplastidié. Le fait est d'importance; il vient à l'appui de ce que nous avons dit antérieurement : le nombre de spicules en tant que critère taxonomique n'offre pas un gros intérêt.

La macrosphère chez *Porococcus* atteint un diamètre de 100 μ. Ses pores, réguliers, sont sphériques ou légèrement ovoïdes, limités par un cadre hexagonal et prolongés, chez l'adulte, au côté externe par un tube conique court. La capsule centrale est soit sphérique (individus jeunes), soit lobée à partir de la macrosphère. Il n'y a pas de Xanthelles. Nous pensons que *Porococcus* trouvera place à côté du genre *Cladococcus*.

Baie d'Alger : janvier 200, mars 100, avril 100 mètres.

II. — FAMILLE DES CENTROCUBIDAE

Selon nous, le caractère le plus original des Sphaerellaires constituant cette famille réside dans la présence d'une coque interne « cubique » (microsphère), toujours extranucléaire, et refoulant dans son développement le noyau sur l'un des côtés de la capsule centrale.

La microsphère atteint rarement sa forme parfaite cubique. Bien souvent, chez certaines espèces du moins, des arêtes font défaut comme le montrent nos dessins (Pl. LX fig. 1 à 4). De ses angles, s'échappent de puissants spicules tricarénés, huit en principe, dont les ramifications sont à l'origine d'une coque externe spongieuse. Selon les cas, cette dernière est ou non doublée d'un tissu spongieux très délicat, arachnoïdal. Les spicules primaires peuvent donner insertion à des spicules de deuxième ordre. Ces derniers peuvent également, comme chez *Spongodendron*, prendre naissance directement aux dépens du tissu spongieux.

(1) Des exemplaires à 4 spicules ont été observés également (Pl. LVIII fig. 2).

Dans les formes jeunes, le noyau, simplement refoulé, conserve sa forme sphérique. Dans les individus plus âgés, il devient fortement lobé, comprimé qu'il se trouve par la coque siliceuse et par les spicules qui en sont issus.

Les Centrocubidae comprennent deux genres distincts : *Centrocubus* et *Octodendron.* Selon HAECKEL, chez Centrocubus, le tissu spongieux serait adjacent à la microsphère; il en serait au contraire séparé chez *Octodendron.* Nous n'admettons pas ce caractère distinctif, car l'espace compris entre la microsphère et le tissu spongieux varie beaucoup et n'est pratiquement jamais nul. Si nous maintenons les deux genres de HAECKEL, c'est pour d'autres raisons; chez *Centrocubus,* seul un tissu spongieux, de structure homogène, se développe autour de la microsphère; chez *Octodendron,* au contraire, le squelette comprend du centre à la périphérie : 1° la microsphère; 2° une petite coque spongieuse bien individualisée, faite de trabécules siliceuses assez épaisses; 3° enfin, un tissu arachnoïdal, périphérique, grêle, en continuité avec le tissu spongieux. Invoquer de tels caractères distinctifs oblige à incorporer au genre *Centrocubus* certaines espèces rangées par HAECKEL parmi les *Octodendron.*

Genre ***Centrocubus*** HAECKEL 1887.

Caractères généraux de la sous-famille. Microsphère entourée seulement de tissu spongieux. Pas de tissu spongieux arachnoïdal périphérique. Le tissu spongieux est ou non, selon les cas, adjacent à la microsphère. Spicules tricarénés, en nombre variable, et différant les uns des autres par leur lieu d'origine. Les spicules primaires, au nombre de huit, s'échappent des angles de la microsphère; les spicules secondaires s'insèrent à la base des spicules primaires. Les spicules tertiaires, enfin, naissent directement du tissu spongieux.

A certaines époques de l'année (janvier et plus spécialement février), le plancton algérois, dans la couche des 200-600 mètres, est très riche en *Centrocubus.* Deux espèces s'y rencontrent simultanément; elles ne se rapportent, semble-t-il, ni l'une ni l'autre, à des formes antérieurement décrites. L'une se reconnaît sur le vivant à sa capsule centrale pigmentée en noir; nous la nommons *C. mediterranensis.* L'autre a une capsule plus ou moins fortement colorée en rouge; nous proposons pour elle le nom de *C. ruber.*

Centrocubus mediterranensis nov. sp. (Pl. XXV fig. 7, Pl. XLVI fig. 4 et Pl. LX fig. 1 à 4).

Microsphère presque adjacente au tissu spongieux. Ce dernier forme une coque sphérique. Par sa structure, il rappelle celui de *Spongosphaera streptacantha.* Il est fait de barres assez fortes, formant un feutrage dense. Dans sa région corticale, toutefois, les trabécules siliceuses sont très ténues et limitent des mailles très serrées. On compte de 16 à 30 spicules droits. Les spicules secondaires, contrairement à ceux des espèces antérieurement décrites, sont tous issus directement du tissu spongieux : aucun d'eux ne dépend des spicules primaires. Microsphère *d* : 25 μ. Coque spongieuse *d* : 900-1 000 μ. Diamètre des mailles de la coque spongieuse : 30-40 μ environ. Épaisseur des trabécules : 2-2,5 μ. Distance entre C 1 et la coque spongieuse : 25-30 μ. Longueur totale des spicules : 725 μ. Dans leur partie libre (200 μ environ), les spicules (de 16 à 30) portent de 4 à 5 verticilles d'épines. Capsule centrale des gros individus dépassant 550 μ.

Centrocubus ruber nov. sp.

Cette espèce s'écarte bien peu de la précédente avec laquelle nous l'avons longtemps confondue. Nous pensions que les différences observées dans la coloration de la capsule centrale étaient en rapport soit avec la nature des proies ingérées, soit avec le stade évolutif

du Prostite. En fait, *C. ruber* est une forme autonome que l'on distinguera essentiellement de *C. mediterranensis* à son tissu spongieux plus fort, ne formant jamais une coque régulièrement sphérique. Comme chez *Spongosphaera streptacantha*, les trabécules du tissu spongieux, d'égale épaisseur du centre à la périphérie du squelette, constituent autour des spicules des prolongements pyramidaux plus ou moins nettement indiqués. Dans leur portion libre, les spicules (de 16 à 30) portent de 6 à 7 verticilles d'épines. Microsphère *d* : 20 μ. Coque spongieuse *d* : 600 μ. Diamètre des mailles de la coque spongieuse : 30 μ environ. Épaisseur des trabécules : 3 μ. Distance entre C 1 et la coque spongieuse : 30 μ. Longueur totale des spicules : 600 μ. Dans leur partie libre (300 μ) les spicules portent de 4 à 6 verticilles d'épines. Capsule centrale des gros individus dépassant 500 μ de diamètre.

Les stades de croissance de l'une et l'autre forme s'observent assez communément. A l'état jeune, les spicules, quoique encore grêles, atteignent très tôt leur longueur définitive. Le tissu spongieux toutefois est peu épais et ses caractères, encore mal définis, ne permettent pas une identification spécifique précise.

Baie d'Alger : janvier 200, février 500-700-900, mars 200-500-600, avril 0-200, mai 200, juin 100, novembre 500, décembre 0-500 mètres.

Genre ***Octodendron*** HAECKEL 1887.

Ce genre est assez semblable à *Centrocubus*. Il en diffère essentiellement par la présence d'un tissu arachnoïdal cortical doublant le tissu spongieux disposé autour de la microsphère. Ce tissu spongieux, contrairement à celui des *Centrocubus*, est nettement délimité au côté interne. A ce niveau, il s'arrête parfois sur une plaque grillagée semblable à celle de certains *Plegmosphaera*.

Octodendron hamuliferum nov. sp. (Pl. LIX fig. 3 et Pl. LX fig. 5-6).

Forme très voisine d'*O. spathillatum* de grande taille (1 000 μ) et, comme elle, pourvue de huit spicules. Tissu spongieux peu étendu, limité au côté interne, par une plaque grillagée nette : ce sont les branches des deux ou trois premiers verticilles spiculaires qui concourent à sa formation. Tissu arachnoïdal grêle, dépendant des rameaux des 9 à 10 verticilles suivants. Ces rameaux (trois par verticille) se renflent pour la plupart, avant de se dichotomiser, non loin de leur base, en un disque qui représente l'ébauche d'une spathille. Sous ce nom, HAECKEL désigne d'élégantes arborisations terminées en grappin que portent les spicules, dans leur partie libre. Le nombre des pattes du grappin varie de 6 à 10. Des spathilles ornent également la surface du corps. Elles contribuent à retenir les proies dans le voisinage des pseudopodes. Microsphère, excentrique, assez éloignée de la forme cubique, petite (*d* : 15-20 μ). Plaque grillagée interne : *d* : 150-180 μ. Épaisseur maximum du tissu spongieux : 30 μ. Épaisseur du tissu arachnoïdal : 400 μ. Épaisseur des trabécules du tissu spongieux 3 μ. Épaisseur des trabécules du tissu arachnoïdal : 1 μ. Spicules tricarénés, tordus dans leur partie libre, longueur totale : 1.000 μ. Pédoncules des spathilles droits. Capsule centrale atteignant 300 μ de diamètre.

Baie d'Alger : janvier 600, mars 500, juillet 500, octobre 200-800, novembre 50-100-800 mètres, décembre surface.

Octodendron arachnoïdale nov. sp. (Pl. LX fig. 7).

Chez *O. arachnoïdale*, la microsphère est nettement cubique. Le tissu spongieux est plus épais que dans l'espèce précédente. Il n'est d'ailleurs pas limité au côté interne par une

plaque grillagée. Quatre à cinq verticilles de branches concourent à sa formation. Le tissu arachnoïdal est assez semblable à celui d'*Octodendron hamuliferum*. Il n'y a que huit spicules tricarénés, droits. Des spathilles ornent leur partie libre. Elles sont portées par des pédoncules droits et longs. Microsphère *d* : 20 μ. Coque spongieuse *d* : 250 μ. Épaisseur du tissu spongieux : 60 μ. Spicules, longueur totale : 700 μ. Longueur de leur portion libre : 150 μ-300 μ. Nombre de verticilles : = 10. Épaisseur des trabécules de la coque spongieuse : 1,5 μ à 2 μ. Épaisseur des trabécules du tissu arachnoïdal : 1 μ. Capsule centrale : 600 μ de diamètre.

Baie d'Alger : janvier 200, février 100, avril 500 mètres, décembre surface.

Structure du corps mou chez Centrocubus et Octodendron.

Centrocubus et *Octodendron* ont pratiquement la même structure cytologique. La capsule centrale, contre laquelle se pressent de nombreux grains pigmentaires, rouges, noirs ou marron, est toujours sphérique. Sa membrane, ténue, porte des fusules en forme de champignons de taille très inégale, mais souvent très grosse. Le noyau est, nous l'avons déjà indiqué, excentrique, fortement lobé; son contenu est souvent décollé de la membrane nucléaire. Celle-ci est hérissée de petites papilles contre lesquelles, semble-t-il, viennent prendre appui les colonnettes cytoplasmiques qui sont à l'origine des pseudopodes. Les colonnettes découpent l'endoplasme en nombreuses travées radiaires. Elles sont faites d'un cytoplasme homogène, dense, enrobant une tigelle axopodique qui se rétracte fortement après fixation. Endoplasme farci de sphérules albuminoïdes, de grande taille, localisées principalement dans la région corticale de la capsule. De chacune d'elles, sur les préparations fixées au Bouin et colorées au liquide de Mann, il ne persiste qu'un cortex éosinophile et une sphérule centrale colorée. Pas de Xanthelles.

ADDENDUM I

REMARQUES SUR QUELQUES DISCOÏDÉS ET LARCOÏDÉS

I. Cristallosphaera cristalloïdes Popofsky (Pl. XXXV fig. 1, 2 et 3).

Sous le nom de *Thalassicolla morum*, Johannes Müller (1856-1858) a décrit un curieux Radiolaire trouvé en Méditerranée, au large de Nice et de Saint-Tropez, et caractérisé essentiellement par la possession, dans le corps extracapsulaire, d'inclusions rappelant, par leur morphologie, les lithastérisques des Éponges du genre *Tethya*. L'animalcule revu, par la suite, par Haeckel (1862), fut rapporté d'abord au genre *Thalassosphaera*, puis au genre *Actissa*. Retrouvé ensuite dans l'Océan Pacifique par W. Thomson (1877), il fut nommé *Calcaromma calcarea*. Popofsky (1913) enfin le décrivit sous le nom de *Cristallosphaera cristalloïdes* en le considérant comme une forme énigmatique de *Thalassosphaeridae*. La *Cristallosphaera cristalloïdes* est relativement commune dans le plancton de la Baie d'Alger. A première vue, elle rappelle effectivement une Thalassicolle, tant est abondante la gelée périphérique (diamètre de la sphère gélatineuse : 630 μ). Son étude cytologique toutefois nous a convaincus qu'il s'agissait d'un Discoïde dont le squelette proprement dit, passé inaperçu jusqu'ici, consiste en une toute petite coque siliceuse centrale, faite d'un tissu spongieux compact (*d* : 60 μ). Les lithastérisques (calcastrelles de Thomson), dans nos exemplaires, sont toujours nombreux, mais de taille variable. Les figures 1 et 3 de la planche XXXV donnent une idée de la morphologie qu'ils affectent le plus fréquemment. Examinés sur le vif, ils sont blanchâtres, faiblement opaques, mais jamais colorés en bleu d'acier comme l'ont indiqué certains auteurs. Ils se dissolvent très rapidement sous l'influence des acides, même faibles; ils sont donc de nature calcaire. Nous voulons croire que, à l'occasion, ils puissent être enrobés d'une couche siliceuse, comme le suggère Haeckel, mais nous ne l'avons jamais observé. Les lithastérisques sont-ils sécrétés par le Radiolaire, représentent-ils au contraire des corps étrangers? Nous ne saurions le dire. Ce qu'il convient d'affirmer, c'est qu'ils sont toujours extracapsulaires. En les décrivant comme des inclusions endoplasmatiques, Popofsky commet une erreur, confondant en effet l'endoplasme avec la gelée et prenant la capsule centrale pour le noyau (1).

La capsule centrale sphérique (210 μ) est faite d'un grand nombre de lobes pédiculés qui rayonnent à partir de la coque siliceuse centrale. Entre les mailles de cette dernière se répand le noyau. Celui-ci, très lacinié, est limité par une membrane ténue et son contenu est très chromatique.

Baie d'Alger : janvier 0, février 900, mars 500-100, avril 0, octobre 200, novembre 200-100-50-0, décembre 0 mètre.

(1) Erreur bien excusable puisque Popofsky n'avait à sa disposition que des individus fixés dont la gelée était rétractée.

II. Cristallosphaera elongata nov. sp.

Sous ce nom spécifique, nous signalerons un Discoïde très semblable à *Cristallosphaera cristalloïdes*, mais qui se distingue essentiellement de cette espèce par trois caractères importants. La capsule centrale, quoique lobée, est fortement allongée. Il en part de très nombreux axopodes et, à l'un des pôles un puissant axoflagelle. Dans la gelée logent de nombreuses Xanthelles; les lithastérisques sont remplacés par des inclusions particulières en forme de disques pourvus de stries concentriques.

Baie d'Alger : 500 mètres.

III. Excentrodiscus echinatus nov. gen. nov. sp. (Pl. LXII fig. 3 et 6).

Excentrodiscus echinatus est un Sphaerellaire très intéressant car son squelette présente une morphologie qui est en quelque sorte intermédiaire entre celle des Sphaeroïdés d'une part, des Discoïdés et des Larcoïdés d'autre part. Ce squelette comprend trois coques : la plus interne, ou microsphère, mesure à peine 24 μ de diamètre; elle est grillagée, sphérique et excentrique. Des trabécules, les unes longues, les autres beaucoup plus courtes, la relient à la deuxième coque qui est allongée et prunoïde. La troisième enfin est parfaitement sphérique ou peu s'en faut; elle est grillagée, à pores circulaires; il en part, *sur toute la surface*, de longs spicules (135-145 μ) acérés, les uns droits, les autres plus ou moins courbes et dont la section est circulaire. Chacun d'eux est relié à la coque sous-jacente par une baguette plus mince. Il existe également, ici et là, quelques épines grêles qui ne dépassent guère 13-14 μ de long. Les coupes d'*Excentrodiscus* font apparaître au premier coup d'œil que ce Radiolaire n'est pas un Sphaeroïdé. Le noyau (Pl. XXIV fig. 4 et 5) central contourne, sans l'englober, la microsphère; il pousse, en outre, de nombreux diverticules au travers des pores de la deuxième coque. Une membrane mince le limite. Sa structure est celle d'un noyau typique de Larcoïdé, d'un *Tetrapyle* (Pl. XXIV fig. 3), par exemple : noyau homogène sans axoplaste, sans gros nucléole et à sidérophilie intense.

Diamètre de la microsphère : 24 μ. C 2 : grand diamètre 58 μ et petit diamètre 50 μ. C 3 : 125 μ.

Baie d'Alger : janvier 500 mètres.

IV. Astrophacus Haeckel.

La sous-famille des *Heliodiscinae,* au sens de Haeckel, groupe tous les *Phacodiscidae* dont la coque externe possède un grand nombre d'épines radiales marginales, disposées en général d'une façon irrégulière. *Heliodiscus* et *Astrophacus* ont des épines radiales non branchues. Le premier n'a qu'une coque médullaire, le deuxième deux. *Heliodrymus* a des épines radiales branchues, partiellement tout au moins, et ne possède qu'une coque médullaire. Tous ces genres sont décrits comme ayant des coques concentriques.

Dans nos planctons, des formes apparemment très voisines d'*Astrophacus* (ramifications occasionnelles des spicules mises à part) s'observent fréquemment. Toutefois elles se singularisent par leurs « coques médullaires », dont la plus interne est toujours excentrique, tandis que C 2 est légèrement prunoïde. Une telle disposition du complexe médullaire des *Astrophacus* aurait-elle échappé à Haeckel? Les espèces algériennes sont-elles, au contraire, représentatives d'un genre nouveau ? Nous penchons, provisoirement du moins, en faveur de la première hypothèse. C'est pourquoi nous les décrirons sous le nom d'*Astrophacus*.

Astrophacus viminalis nov. sp. (Pl. LXII fig. 1 et 2).

Espèce très voisine d'*Heliodrymus viminalis ;* elle en diffère essentiellement par les épines marginales plus grêles et par la possession d'une microsphère.

Microsphère : 18 μ. C 2 : 50 μ. C 3 : 130 μ. Épines marginales fourchues à l'apex, longueur : 60-80 μ.

A cette espèce, nous rapportons également un individu dont le squelette est plus grêle, pourvu d'épines marginales plus courtes et non ramifiées (Pl. LXII fig. 2). Nous pensons qu'il s'agit d'un jeune en voie de croissance.

ADDENDUM II

DESCRIPTION DE COLLODAIRES NOUVEAUX

I. Remarques sur Bathysphaera pelagica nov. gen. nov. sp. ***Bathysphaeridae*** nov. fam. (pl. XXXVII fig. 3 et 4).

Dans la partie générale de ce travail, nous avons montré tout l'intérêt que revêt la structure nucléaire d'un Collodaire encore inédit *Bathysphaera pelagica*. Le lecteur en trouvera ici une brève description.

Bathysphaera pelagica nov. gen. nov. sp. est un Collodaire tout à fait remarquable, dont à plusieurs reprises, au cours des hivers 1954-1955, 55-56, 56-57, nous avons eu l'occasion de récolter un petit nombre d'exemplaires dans des planctons profonds. Nous ne connaissons malheureusement que la capsule centrale. Elle est sphérique (480 à 500 μ de diamètre), translucide, jaunâtre, limitée par une membrane relativement mince, mais ferme, criblée de petits orifices. Ni Xanthelles, ni grains de pigments ne se disposent à sa surface, sur les individus observés. Le corps endocapsulaire est fait, en majeure partie, de volumineuses vésicules à contenu hyalin et qui se déforment par pression réciproque. Elles prennent contact avec la membrane capsulaire qu'elles contribuent à découper en plages polygonales irrégulières. L'endoplasme est peu abondant. Fait exceptionnel chez les Collodaires, il se dispose en une pellicule sous-capsulaire des plus ténues (1/2 μ environ) et en un film délicat interposé entre les diverses vésicules. C'est dans la pellicule sous-capsulaire, que logent les enclaves : de grosses gouttelettes lipidiques, jaunâtres (30 μ) et le noyau. Ce dernier (85 μ de diamètre) est donc cortical. Il a la forme d'une lentille biconvexe : le rayon de courbure de sa face externe est sensiblement celui de la capsule centrale, celui de sa face interne est beaucoup plus petit. Le noyau est riche en pelotons chromatiques et possède, selon la taille des individus, de 10 à 12 nucléoles. En raison de sa morphologie aberrante, *Bathysphaera* nous paraît digne d'être le représentant d'une famille nouvelle, celle des *Bathysphaeridae*. Les caractéristiques de cette dernière feront appel principalement à la disposition et à la morphologie du noyau, ainsi qu'à la présence de gros alvéoles intracapsulaires.

II. Remarques sur les Thalassoxanthium.

Le genre *Thalassoxanthium* est subdivisé par HAECKEL en deux sous-genres selon que les spicules sont soit géminés (s-g. *Thalassoxanthomma*), soit radiaires, faits de trois ou quatre branches rayonnant dans diverses directions à partir du même point (s-g. *Thalassoxanthella*). Les *Thalassoxanthium* que nous avons étudiés sont des *Thalassoxanthomma* au sens où l'entendait le grand biologiste allemand. Toutefois, ils ne correspondent à aucune des espèces jusqu'ici décrites et méritent, en conséquence, une brève mention.

1. ***Thalassoxanthium spumidum*** nov. sp. (cf. HOLLANDE et ENJUMET 1953, fig. 29, page 139).

Sous ce nom spécifique, nous désignerons des formes de grande taille (600 μ) étroitement apparentées par leur cytologie à *Thalassicolla spumida*. Le calymma comprend une couche gélatineuse, épaisse, compacte, non alvéolaire. Il n'y a ni Xanthelles, ni pigments mélaniques autour de la capsule centrale. Contre cette dernière s'observent seulement quelques sphérules verdâtres rappelant celles d'un phaeodium et quelques déchets alimentaires. Dans la gelée s'enchevêtrent de nombreux spicules géminés à barre médiane (35 μ) longue, et portant trois épines droites divergentes à chaque extrémité. Les spicules, pour la plupart, sont de grande taille, mais il en est un petit nombre qui sont moins développés. La membrane capsulaire est épaisse, semblable à celle de *Thalassicolla spumida*. Endoplasme creusé de petits alvéoles radiaires. Des sphérules albuminoïdes à concrétions et de grosses inclusions lipidiques. Noyau de grande taille (300 μ) limité par une membrane riche en villosités; sa structure est semblable à celle de *Thalassicolla spumida* : les nucléoles s'y présentent sous forme de cordons contournés disposés à la périphérie de l'area chromatique. L'évolution nucléaire, au cours de la sporogenèse, est calquée sur celle de *Thalassicolla spumida*.

2. ***Thalassoxanthium sphaeronucleolatum*** nov. sp. (cf. HOLLANDE et ENJUMET 1953, fig. 22, p. 126).

Par beaucoup de caractères, cette espèce semble apparentée aux formes décrites par HAECKEL, sous le nom de *Lampoxanthium pandora*. Elle ne diffère même de ces dernières que par le nombre réduit de ses alvéoles calymmaires et par ses spicules tous du même type, géminés, lisses, présentant trois épines terminales divergentes. Il n'y a ni Xanthelles, ni pigments mélaniques péricapsulaires. Endoplasme riche en sphérules albuminoïdes à concrétions, sans inclusions lipidiques dans son cortex. Noyau limité par une membrane mince, sans replis, pourvu de gros nucléoles sphériques analogues à ceux mentionnés par HAECKEL chez *Lampoxanthium pandora*, *Thalassoplancta brevispicula* et *Thalassoxanthium octoceras*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le présent travail a été entrepris dans le but de préciser nos connaissances sur la morphologie et le cycle évolutif des Sphaeroïdés. Nous avons cherché par ailleurs à jeter les bases d'une classification rationnelle de ces Radiolaires en utilisant comme caractères taxonomiques à la fois ceux faisant appel à la morphologie du squelette, et ceux se rapportant au corps cellulaire.

Les structures cytologiques chez les Sphaerellaires étant souvent fort complexes et toujours bien particulières, nous avons jugé utile, afin de les interpréter plus judicieusement, de les comparer à celles des autres Radiolaires. Ainsi se trouve justifiée la large part que nous avons réservée, dans notre étude, à la morphologie des Collodaires, des Acanthaires des Phaeodariés, des Larcoïdés ou des Discoïdés.

Dans la partie générale de l'ouvrage, nous traitons successivement de la capsule centrale et de l'endoplasme, des pseudopodes et du complexe axoplastique, du noyau primaire, du corps extracapsulaire, de la reproduction, du squelette et enfin de la phylogénie, des affinités et de la répartition des Sphaerellaires.

1. La capsule centrale des Sphaeroïdés est soit sphérique, soit lobée. La membrane qui la limite est toujours ténue; par places elle supporte des « fusules » par l'intermédiaire desquelles s'échappent les axopodes ou filtre le plasma. Les fusules sont uniformément réparties sur toute la capsule; les plus grosses d'entre elles sont parfois (*Cenosphaera*, *Spongosphaera*) groupées en un champ polaire auquel correspond, dans la capsule, une zone endoplasmatique différenciée, formant le cytoplasme axoflagellaire. Seules les fusules du champ axoflagellaire sont conservées chez les Nassellaires.

2. L'endoplasme des Sphaeroïdés a une nette tendance à former des travées radiaires partiellement autonomes. Il est riche en lipides et contient en outre fréquemment, soit des sphérules albuminoïdes à concrétion interne, soit des inclusions cubiques, éosinophiles, dont la signification reste énigmatique. L'appareil de Golgi est présent sous forme de dictyosomes. De tels organites se retrouvent chez les Collodaires et les Nassellaires.

Chez les Anaxoplastidiés, la région endocapsulaire, outre un plasma trophique, bourré d'enclaves et assurant les fonctions d'anabolisme et de catabolisme de la cellule, comprend, isolé en colonnettes insérées sur la membrane nucléaire, un plasma noble, plus dense, qui seul prend part à la formation des axopodes. Plasma noble et plasma trophique, à tous instants, restent indépendants l'un de l'autre.

Des formations ergastoplasmiques s'observent autour du noyau chez les *Plegmosphaera* et les *Cenosphaera*.

3. Le système pseudopodique des Sphaerellaires comprend, à son maximum de complication, des filopodes, des axopodes, un axoflagelle et des pseudopodes engainant les spicules. Les filopodes s'anastomosent fréquemment entre eux; ils jouent un rôle prépondérant dans la digestion des proies. Les axopodes diffèrent des filopodes par la possession d'une fibre

stéréoplasmique interne. Leur structure varie selon les groupes de Sphaerellaires. L'axoflagelle résulte des portions rhéoplasmiques des axopodes de la région axoflagellaire.

Les axopodes, selon les cas, s'insèrent sur la membrane nucléaire au niveau des papilles, ou bien dépendent d'un axoplaste. Ce dernier loge soit dans l'endoplasme soit dans le noyau ou contre le noyau. On peut de la sorte considérer parmi les Sphaeroïdés, trois grandes lignées. Anaxoplastidiés, Péri- et Centroaxoplastidiés. L'axoplaste n'a pas valeur de centrosome; il se lyse avant que ne débutent les divisions sporogénétiques.

Le cytoplasme axoflagellaire, quant à lui, semble l'homologue du faisceau d'axopodes qui, chez certains Heliozoaires et Acanthaires sessiles et pourvus d'un axoplaste, pénètre dans le pédoncule fixateur.

Le podocône des Nassellaires aboutissant au « champ polaire » (fusules) est homologué à un axoplaste. De même il est démontré que, chez certains Acanthaires tout au moins, les axopodes dépendent d'un axoplaste.

4. Le noyau primaire des Spumellaires (Sphaerellaires-Collodaires) peut atteindre un volume trois ou quatre cents fois supérieur à celui de la spore dont il est issu. Les aspects sous lesquels il se présente sont très divers et traduisent les incessantes modifications biochimiques et morphologique (endomitose) dont il est le siège tout au long de sa croissance. Si l'on prend soin de ne comparer entre eux que des noyaux d'un même âge physiologique, il apparaît qu'aucune distinction fondamentale ne peut être retenue entre noyaux de Collodaires et noyaux de Sphaerellaires. Les uns et les autres sont hyperpolyploïdes et constitués de nombreux chromosomes polyténes ou polyvalents insérés par leur centromère sur un centrosome ou sur une sphère archoplasmique intranucléaire. Les chromosomes, dans le noyau des spores et dans celui des très jeunes trophozoïtes, sont courts, fortement Feulgen positifs et présentent une triple spiralisation (spirale inframineure, spirale mineure et spirale majeure). Dans les noyaux primaires plus évolués, ils ne conservent le plus souvent que leur spiralisation inframineure, et s'allongent à l'extrême, en même temps qu'ils perdent leur charge en ADN. Selon les cas, leur matrice ou bien est intégralement conservée (noyaux de *Bathysphaera*, de *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum*...), ou bien persiste au niveau de certains chromosomes seulement ou de portions privilégiées de chromosomes (cas général). Cette matrice, quoique Feulgen négative, est très sidérophile. Nous nommons trophochromatine la substance qui prend part à sa constitution. Très généralement la matrice est épaisse et enrobe directement la fibre chromonématique. Au niveau de certains éléments chromosomiques, cependant, elle s'amenuise, s'écarte du chromonema et limite de la sorte la paroi d'un tube. Autour de ce dernier se disposent sous forme de grains, ou plus exactement de filaments enroulés en hélice, des ribonucléoprotéines. Ce sont les chromosomes tubuleux, ou du moins certains d'entre eux (chromosomes nucléoliens) qui, au contact de leur matrice, élaborent la pyrénine, partant les nucléoles. Ceux-ci se présentent soit sous forme de longs cordons, soit sous forme de sphérules selon que les chromosomes qui les engendrent sont ou non pelotonnés. L'étude de l'évolution des nucléoles des Phaeodariés ou de certains Péridiniens (Leptodiscus), révèle que la synthèse d'ARN par le chromosome est concomitante de l'abaissement du taux d'ADN, au niveau du filament chromonématique : celui-ci, Feulgen positif aux jeunes stades de la formation du nucléole, n'est plus susceptible d'être mis en évidence par le liquide de SCHIFF aux stades ultérieurs de l'ontogenèse. Chez les Collodaires et les Spherellaires, par contre, la fibre chromonématique nucléolienne est toujours

Feulgen négative, la production d'ARN chez ces Protistes étant déclenchée avant même que ne s'individualisent les nucléoles. Cette individualisation a été suivie dans le détail; son analyse laisse supposer que le filament décrit par les cytologistes modernes, dans le nucléole de divers Métazoaires ou de certains Végétaux, correspond non à un organite autonome mais à la portion spécialisée d'un chromosome. Selon nous, l'organisateur nucléolaire est le chromonema. Les produits d'élaboration du chromosome nucléolien sont des histones pyrénine (pars amorphe de l'organite) et des ribonucléines (nucleolonemata périchromosomiques).

5. Le corps extracapsulaire des Sphaerellaires comporte comme principales inclusions : *a*) des grains pigmentaires; *b*) des sphérules phaeodiales et occasionnellement des Xanthelles. Ces dernières n'ont pas fait l'objet d'une étude particulière.

6. La reproduction des Sphaeroïdés et des Larcoïdés est une sporogenèse dont les principales phases sont identiques à celles qui s'observent chez les Collodaires. Avant toute division sporogénétique, le noyau primaire est le siège d'une épuration : trophochromatine et granules ribonucléiques périchromosomiens se lysent, laissant à nu les chromonemata.

7. Le squelette des Sphaeroïdés présente une croissance centrifuge (la coque la plus interne est toujours la plus anciennement sécrétée). Ses éléments ont toujours, semble-t-il, une origine ectoplasmique, mais ils subissent fréquemment une médullarisation par suite de l'augmentation de taille de la capsule.

Il existe une relation constante entre la structure et la taille de la coque interne d'une part, et la morphologie du complexe nucléoaxoplastique d'autre part. Les lignées des Anaxoplastidiés, des Centroaxoplastidiés et des Périaxoplastidiés se trouvent donc caractérisées à la fois par la disposition de leurs éléments siliceux et par la structure de leur corps mou.

Dans la partie systématique de notre travail, mention est faite de plus de soixante-quinze espèces de Radiolaires dont trente-sept sont nouvelles. Les diagnoses fournies font état à la fois des structures cytologiques et de la disposition du squelette. Les relations phylogénétiques entre Sphaeroïdés, Discoïdés et Larcoïdés, ainsi que les affinités entre Sphaerellaires et Nassellaires d'une part, Radiolaires, Acanthaires, Héliozoaires et Péridiniens de l'autre, sont discutées.

Laboratoire de Biologie générale.
Directeur : André HOLLANDE,
Faculté des Sciences,
Alger.

AUTEURS CITÉS

1926. BELAŘ (K.). — Der Formwechsel der Protistenkerne. (Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Jena).

1952. BERNHARD, HAGUENAU et OBERLING. — L'ultrastructure du nucléole de quelques cellules animales, révélée par le microscope électronique. (Experientia, vol. 8, p. 58).

1934. BIECHELER (B.). — Sur un Dinoflagellé à capsule périnucléaire, *Plectodinium* n. gen. *nucléovolvatum* n. sp., et sur les relations des Péridiniens avec les Radiolaires. (C. R. Acad. Sc, t. 198, p. 402).

1951. BORYSKO (E.) et BANG (F. B.). — Structure of the nucleolus as revealed by the electron microscope. (Bull. Johns Hopkins Hosp., t. 89, p. 468).

1892. BRANDT (K.). — Spumellarien. (Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. 3. L. e).

1957. CACHON (J.). — Sur quelques techniques de Pêches planctoniques pour études biologiques. (Bull. Institut océonographique Monaco, n° 1103).

1957. CALLAN (H.-G.). — The Lampbrush chromosomes of *Sepia officinalis* L., *Anilocra physodes* L. and *Scyllium catulus* Cuv. and their relationship to the lampbrush chromosomes of *Amphibia*. (Public. St. zool. Napoli, vol. 29, p. 329-346).

1943. D'ARCY-THOMPSON. — On Growth and Form. (Cambridge Univ., p. 707-740).

1953. DEFLANDRE (G.). — Radiolaires fossiles (*in* P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, t. 1, fasc. 2, p. 389-433).

1917. DOBELL (C.). — On *Oxnerella maritima* nov. gen. nov. sp., a new Heliozoon, and its method of division; with some remarks on the centroplast of the Heliozoa. (Quart. Journ. micr. Sc., vol. 62, p. 515).

1948. DODSON (E. O.). — A morphological and biochemical study of lampbrush chromosomes of Vertebrates. (Univ. Calif. Publ. Zool., 53, p. 281-314).

1916. DOFLEIN (F.). — Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. (Zool. Jahrb. Anat., Bd. 39, p. 335-384).

1950. DURYEE (W. R.). — Chromosomal physiology in relation to nuclear structure. (Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 50, p. 920-953).

1931. ENRIQUES (P.). — Saggio di una classificazione dei Radiolari. (Arch. Zool. Ital., vol. XVI, p. 978-994).

1931. ENRIQUES (P.). — Formazione e sviluppo dello scheletro siliceo nei Radiolari. (Boll. Sci. Ital. di Biologia sperimentale, vol. VI, fasc. 4, p. 1-7).

1951. ESTABLE (C.) y SOTELO (R.). — Una nueva estructura celular : el nucleolonema. (Pub. Inst. Inv. Cien. Biol., t. 1, p. 105-126).

1954. ESTABLE (C.) y SOTELO (R.). — The behaviour of the nucleolonema during mitosis. (Symposium of the fine structure of Cells. Leiden, p. 170-190).

1952. GALL (J.-A.). — Lampbrush chromosomes of *Tritura viridescens*. (Suppl. Exp. Cell Research, t. 95).

1956. GRASSÉ (P. P.). — L'ultrastructure de *Pyrsonympha vertens* : les flagelles et leur coaptation avec le corps, l'axostyle contractile, le paraxostyle. Le cytoplasme. (Arch. Biol., t. LXVII, fasc. 3 et 4).

1956. GRASSÉ (P. P.), CARASSO (N.) et FAVARD (P.). — Les ultrastructures cellulaires au cours de la spermiogenèse de l'Escargot (*Helix pomatia* L.). Évolution des chromosomes, du chondriome, de l'appareil de Golgi. (Ann. Sc. Nat. Zool., 11[e] série, t. XVIII, fasc. 3, p. 339-380).

1862. HAECKEL (E.). — Die Radiolarien. Monographie. Berlin.

1887. HAECKEL (E.). — Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. (Report on the Scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zoology, vol. XVIII).

1908. HAECKER (V.). — Tiefsee-Radiolarien. (Wissenschaft. Ergeb. d. Deut. Tiefsee Expedition, Valdivia).

1952. HARTMANN (M.). — Polyploïdie (Polyenergide) Kerne bei Protozoen (Arch. f. Prot., Bd. XCVIII H. 1).

1933. HEITZ (E.) und BAUER (H.). — Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus*. (Z. Zellf., Bd. 17, p. 67-82).

1879. HERTWIG (R.). — Der Organismus der Radiolarien. (Jen. Denkschr., Bd. II, p. 129-277).

1932. HERTWIG (R.). — Ueber den Bau der Peripyleen (Sphaeroïden). (Bayerischen Akad. der Wiss., 9 Folge H. 12).

1937. HERTWIG (R.). — Ueber den Bau der Peripyleen (Abh. Akad. Wiss., NF 41).

1953. HOLLANDE (A.) et ENJUMET (M.). — Contribution à l'étude biologique des Sphaerocollides (Radiolaires Collodaires et Radiolaires Polycyttaires) et de leurs parasites. (Ann. Sc. Nat. Zool., 11e série XV, p. 99-183).

1954. HOLLANDE (A.) et ENJUMET (M.). — Sur l'existence d'axopodes et d'un complexe centroaxoplastique chez les Radiolaires. (C. R. Acad. Sc., t. 238, p. 1841-1843).

1955. HOLLANDE (A.) et ENJUMET (M.). — Parasites et cycle évolutif des Radiolaires et des Acanthaires. (Bull. Station Aquiculture et Pêches de Castiglione. Nouvelle série no 7).

1957. HOLLANDE (A.) et ENJUMET (M.). — Enkystement et reproduction isosporogénétique chez les Acanthaires. (C. R. Acad. Sc., t. 244, p. 508-510).

1959. HOLLANDE (A.) et CACHON-ENJUMET (M.). — La polyphoïdie du noyau végétatif des Radiolaires. (C. R. Acad. Sc., t. 248, p. 2641-2643).

1959. HOLLANDE (A.) et CACHON-ENJUMET (M.). — Origine, structure et évolution des nucléoles chez les Radiolaires (Collodaires et Sphaerellaires. (C. R. Acad. Sc., t. 249, p. 167-169).

1937. HOLLANDE (A. Ch.). — Les nucléosomes et l'organisation du noyau de la cellule. (Arch. Zool. exp. et gén., t. LXXIX, fasc. 3).

1943. HOLLANDE (A. Ch.). — Remarques au sujet de la structure du noyau. (Arch. Zool. Exp. et gén., t. LXXXIII, N et R, no 2, p. 54-57).

1938. KOLTZOFF (N. K.). — The structure of the chromosomes and their participation in cell metabolism. (Biol. Zhurnal, vol. 7, p. 3-46).

1956. LETTRÉ (R.). — Beobachtungen über den Nucleolus. (Krebsforschung und Krebsbekämpfung, p. 62-63, Berlin).

1910. MAST (H.). — Die Astrosphaeriden. (Wiss. Ergeb. der Deut. Tiefsee Exp. auf dem Dampfer « Valdivia », 1898-1899 (Jena), vol. 19, H. 4, p. 125-190).

1858. MÜLLER (J.). — Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres. (Königl. Akad. der Wiss. zu Berlin, 1858).

1956. MULNARD (J.). — Présence d'inclusions Feulgen positives dans les nucléoles larvaires de quelques Diptères (Arch. Biol., t. LXVII, fasc. 3 et 4, p. 485-498).

1949. POLLISTER (A.-W.) et LEUCHTENBERGER (C.). — (Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 35, p. 111).

1908. POPOFSKY (A.). — Die Radiolarien der Antarktis (Deut. Südpolar-Exp. Bd. X. Zool. 2, h. 3, p. 185-305).

1913. POPOFSKY (A.). — Die Sphaerellarien des Warmwassergebietes. (Deut. Südpolar-Exp. Bd. XIII Zool. 5, p. 75-159).

1920. POPOFSKY (A.). — Die Sphaerozoiden der Deutschen Südpolar-Expedition. (Deut. Südpolar-Exp. Bd. XVI Zool. 8).

1945. RIS (H.). — The structure of meiotic chromosomes in the Grasshopper and its bearing on the nature of chromomeres and « lampbrush chromosomes ». (Biol. Bull., t. 3, p. 242-257).

1925. ROSKIN (G.). — Ueber die Axopoden der Heliozoen und die Greiftentakeln der Ephelotidae. (Arch. f. Prot. Bd. 52, H. 2, p. 207-216).

1925. RUMJANTZEW (A.) et WERMEL (E.). — Untersuchungen über den Protoplasmabau von *Actinosphaerium eichhorni*. (Arch. f. Prot. Bd. 52 H. 2, p. 217-264).

1945. SCHMIDT (W. J.). — Polarisationmikroskopische Beobachtungen an *Actinosphaerium eichhorni*. (Biol. Zentralbl., t. 64, p. 5-14).

1907. SCHRÖDER (O.). — Eine gestielte Acanthometride : *Podactinelius sessilis* nov. gen. nov. sp. (Deut. Südpolar-Exp. Bd. IX Zool. 1).

1909. SCHRÖDER (O.). — Die nordischen Spumellarien. Teil 2. II Unterlegion *Sphaerellaria*. (Nordisches Plankton XVII).

1931. SCHWARTZ (A.). — Ueber den Körperbau der Radiolarien. (Erg. paläontologischer Arbeitsmethoden. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., vol. 43. p. 1-17).

1930. SODERSTROM (A.). — Zur Kenntniss der Zellarchitektonik. (Zool. Bidrag fran Uppsala, t. 12, p. 19-92).

1924. STERN (C.). — Untersuchungen über Acanthocystideen. (Arch. f. Prot. Bd. 48, p. 436).

1953. TREGOUBOFF (G.). — Les Radiolaires (*in* P. P. GRASSÉ. Traité de Zool., vol. 1, fasc. 2, p. 320-388).

1937. VILLENEUVE (F.). — Sur la structure de *Cienkowskia mereschkowskyi* Cienk et *Actinolophus pedunculatus* Schulze, Héliozoaire des eaux saumâtres de Sète (Arch. Zool. exp. et gén., vol. 78, N et R. p. 243).

1955. VINCENT (W. S.). — Structure and chemistry of nucleoli. (Intern. Review of Cytologie, vol. IV, p. 269-298).

1954. WOHLFARTH-BOTTERMANN (K.-E.) et KRÜGER (F.). — Die Feinstruktur der Axopodien und der Skelettnadeln von Heliozoen. (Protoplasma Bd. XLIII, H. 3, p. 177-191).

1930. ZIMMERMANN. — *Gymnaster pentasterias*. (Zeitschr. f. Bot., Vol. 23).

1909. ZUELZER (M.). — Bau und Entwickelung von *Wagnerella borealis* Meresch. (Arch. f. Prot., vol. 17, p. 135).

PLANCHES

PLANCHE I

FIG. 1. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Axoplaste et fragments de la calotte nucléaire.

FIG. 2 et 3. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Rapports de l'axoplaste et du cytoplasme axoflagellaire. On remarquera les nombreuses fibrilles au sein de ce dernier (× 850).

FIG. 4. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Zone ergastoplasmique (?) très développée autour de la calotte nucléaire (diamètre du noyau : 140 μ).

FIG. 5. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Aspect général du noyau et ses rapports avec le cytoplasme axoflagellaire (noyau : 130 μ).

FIG. 6. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Aspect du noyau d'un individu en voie de lyse.

FIG. 7. *Excentroconcha minor* MAST.
Jeune individu. Axoplaste et noyau encore nettement indépendants (cc : 80 μ).

FIG. 8. *Arachnostylus tregouboffi* nov. gen. nov. sp.
Coupe équatoriale de la capsule centrale. Noyau en calotte de sphère. Baguettes axopodiques issues, par faisceaux de 8 à 10, de l'axoplate (cc : 85 μ).

FIG. 9. *Arachnostylus tregouboffi* nov. gen. nov. sp.
Détail de l'axoplaste.

FIG. 10. *Tetrapetalon elegans* nov. gen. nov. sp.
Complexe nucléo-axoplastique (longueur de l'axoplaste : 40 μ).

FIG. 11. *Stigmosphaerusa horrida* nov. gen. nov. sp.
Coupe équatoriale de la capsule centrale (cc : 58 μ).

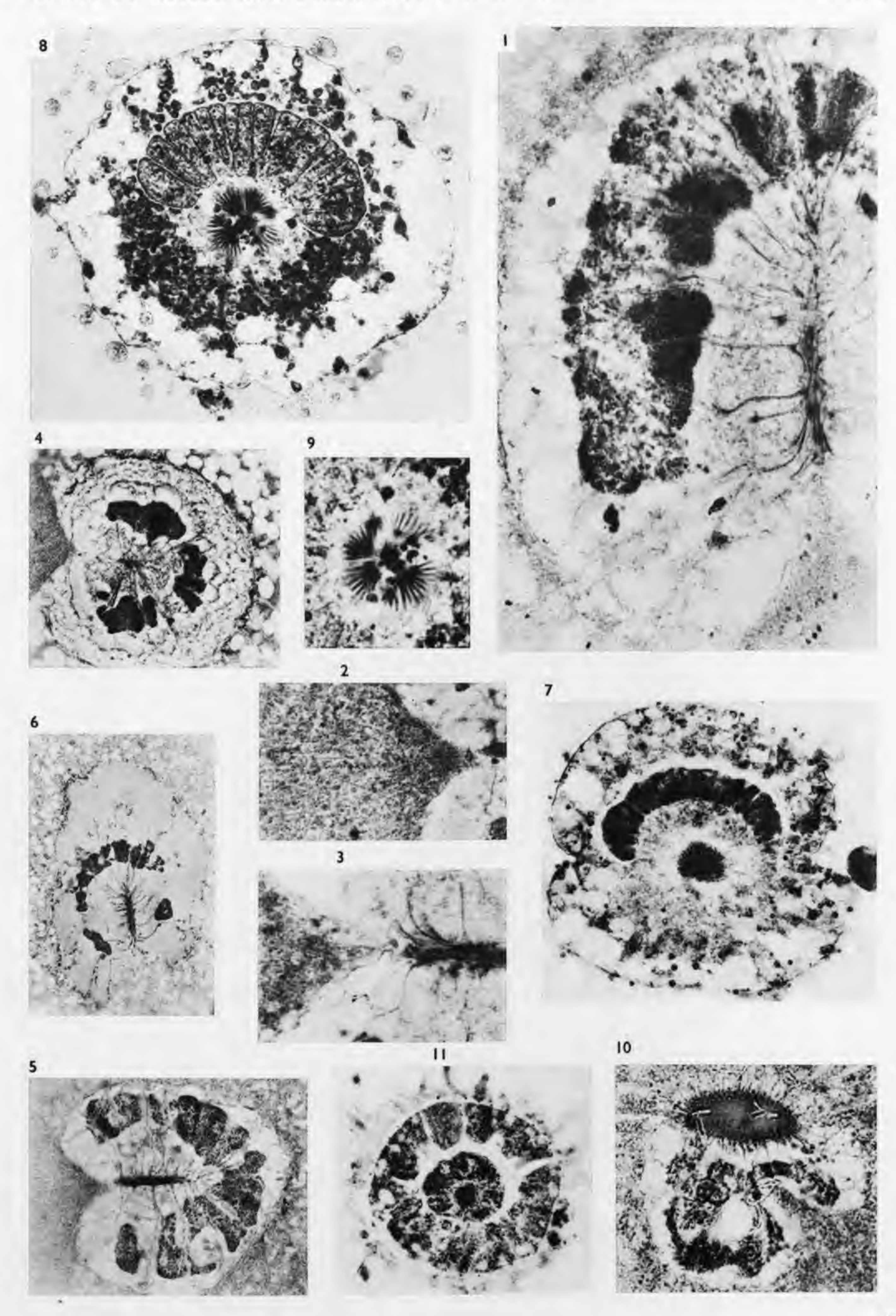

8
1
4
9
2
7
6
3
5
11
10

PLANCHE II

Fig. 1 et 2. *Stigmosphaera cruciata* nov. sp.
Complexe nucléo-axoplastique et cristaux éosinophiles périnucléaires. Sur la fig. 1, on voit nettement la façon dont le cytoplasme axoflagellaire traverse le noyau pour rejoindre l'axoplaste (× 850).

Fig. 3. *Stigmosphaera cruciata* nov. sp.
Vue d'ensemble (cc : 110 µ).

Fig. 4. *Stigmosphaera cruciata* nov. sp.
Autre vue du complexe nucléo-axoplastique (× 700).

Fig. 5. *Heliaster hexagonium* nov. gen. nov. sp.
Complexe nucléo-axoplastique. Squelette microsphérien visible (× 600).

Fig. 6 et 7. *Heliaster hexagonium* nov. gen. nov. sp.
Autres vues du complexe nucléo-axoplastique montrant les grosses baguettes axopodiales aboutissant aux fusules du champ axoflagellaire (× 950).

Fig. 8. Jeune *Heliaster hexagonium* nov. gen. nov. sp.
Vue générale d'une coupe de la capsule centrale (cc : 60 µ).

Fig. 9. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Fusules de la membrane capsulaire (× 1000).

Fig. 10. *Hexastylus horridus* nov. sp.
Capsule centrale. Vue générale (cc : 60 µ).

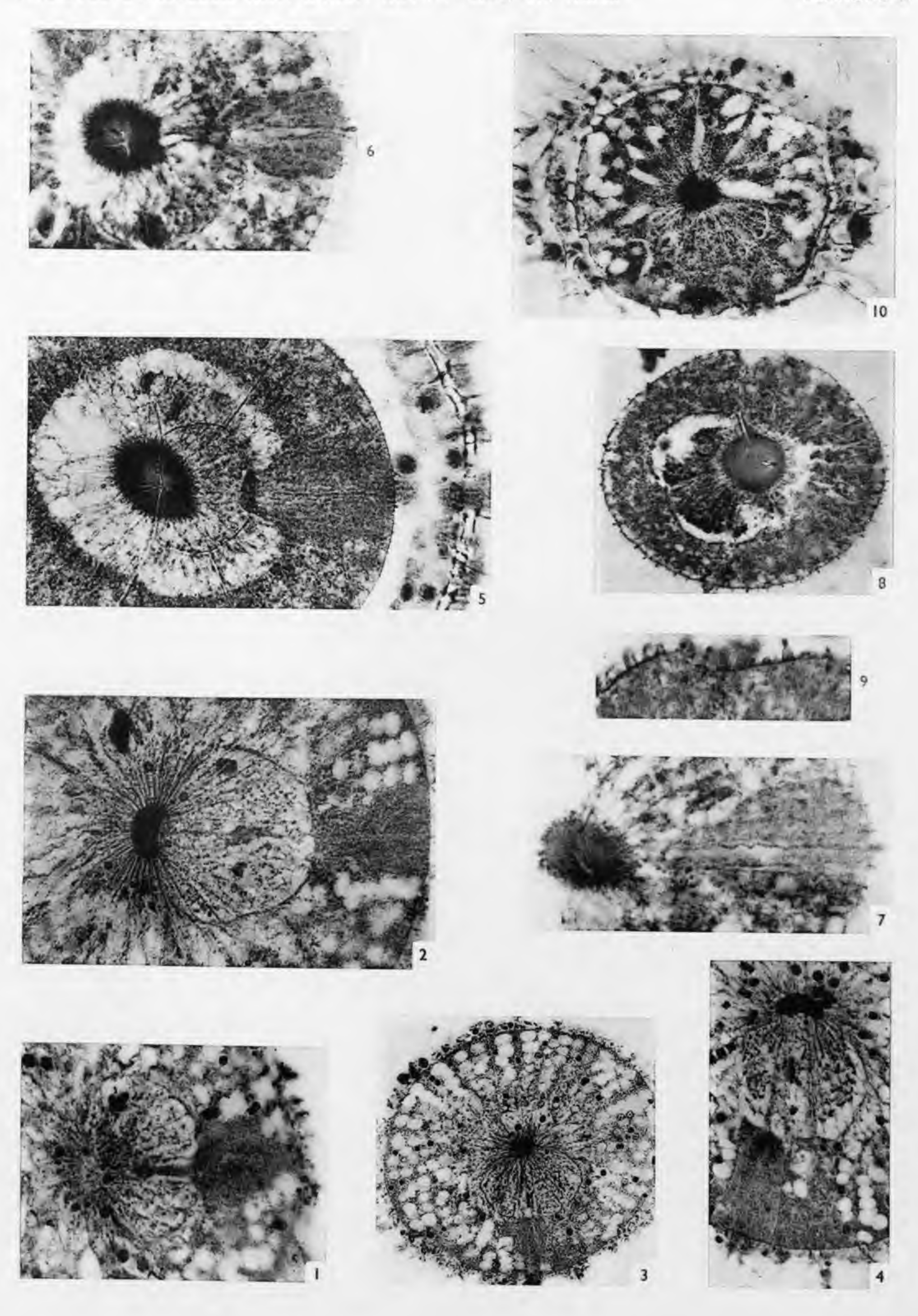

6
10
5
8
9
2
7
1
3
4

PLANCHE III

Cenosphaera reticulata Hkl

Fig. 1. — Individu végétatif. Au pôle nucléaire opposé au cytoplasme axoflagellaire se voit une plage nucléolienne (grand diamètre de la cc : 140 μ).

Fig. 2. — Sporogenèse à ses débuts. Axoplaste et cytoplasme axoflagellaire perdent leur individualité. Le noyau est fragmenté en plusieurs masses polyploïdes (détails du noyau planche IV, fig. 5) (cc : 150 μ).

Fig. 3. — Sporogenèse plus avancée. Les chromosomes, plus gros, plus sidérophiles, sont bien distincts (détails du noyau : planche IV, fig. 6) (cc : 110 μ).

Fig. 4. — Émiettement des masses chromatiques en blocs moins fortement polyploïdes. On remarquera que chaque bloc loge dans une vacuole et que seuls les centrosomes ou les centrodesmoses le rattachent à l'endoplasme (un détail du noyau planche IV, fig. 9) (cc : 120 μ).

Fig. 5. — Autre aspect du noyau en division sporogénétique (cc : 110 μ).

Fig. 6 et 7. — Émiettement du noyau primaire en très nombreux noyaux secondaires (cc : 120 μ).

Fig. 8. — Noyau et cytoplasme périnucléaire d'un *Cenosphaera tenerrima* Hkl parasité par un Syndinide.

Fig. 9 et 14. — Axoplaste entouré de plasma axoflagellaire (image de nœud papillon) (× 700).

Fig. 10. — Noyau montrant, outre l'axoplaste, deux plages nucléoliennes corticales (× 900).

Fig. 11. — Axoplaste en nœud papillon. Canalicules intranucléaires découpant le noyau en lobules (× 700).

Fig. 12. — Noyau et cytoplasme axoflagellaire. Deux plages nucléoliennes corticales.

Fig. 13. — Coupe tangentielle du noyau montrant les pertuis par lesquels s'échappent les baguettes axopodiques.

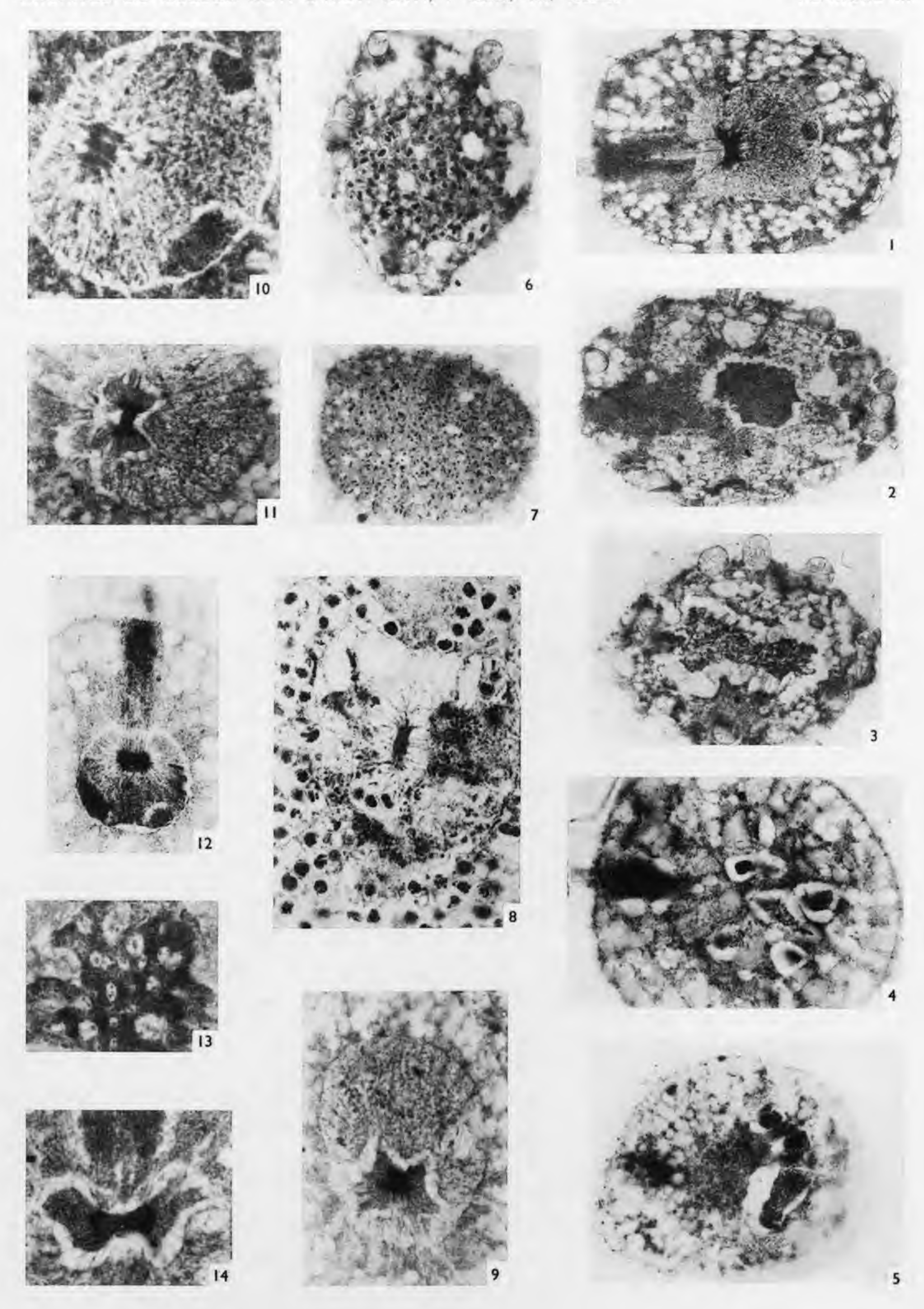

10
6
1
11
7
2
12
8
3
13
4
14
9
5

PLANCHE IV

Cenosphaera reticulata Hkl. Sporogenèse.

FIG. 1 et 2. — Deux coupes successives d'un même noyau, fortement chromatique, dont les chromosomes commencent à apparaître sous forme de filaments granuleux entremêlés. Canaux endonucléaires bien visibles.

FIG. 3. — Noyau à la phase présporogénétique : lyse de l'axoplaste. Centrosome intranucléaire net. De nombreuses hernies chargées de matériel chromosomien boursouflent le noyau.

FIG. 4. — Sporogenèse plus avancée. Hypertrophie des hernies nucléaires à l'intérieur de chacune desquelles se voient nettement les chromosomes.

FIG. 5. — Structure fine d'un bloc chromosomique. On distingue, en grand nombre, des centres cinétiques à partir desquels rayonnent autant de jeux chromosomiques.

FIG. 6. — Un groupe de chromosomes logés dans une vacuole et rattachés à l'endoplasme par des chromodesmoses. Dans le cortex capsulaire, quatre sphérules d'un lipide complexe caractéristique de *Cenosphaera reticulata*.

FIG. 7 à 10. — Détails de blocs chromosomiques émiettés dans l'endoplasme au cours de la sporogenèse.

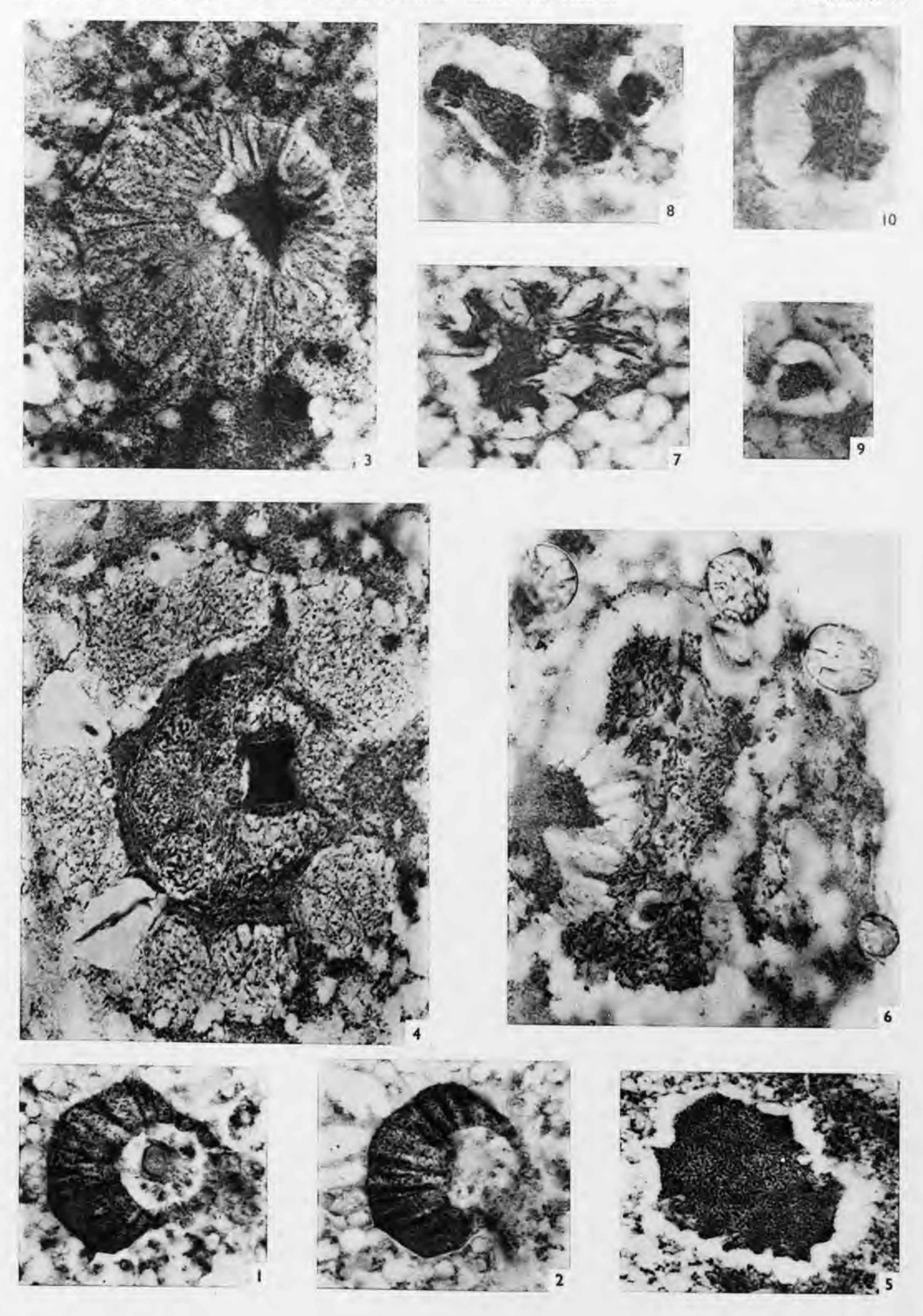

3
8
10
7
9
4
6
1
2
5

PLANCHE V

FIG. 1-2-3-5-7. — Noyaux de *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp. (noyaux atteignant un diamètre de 50 à 65 μ).

FIG. 4 et 6. — Noyaux d'*Actinosphaera capillaceum* (Hkl) nov. gen. Sur la fig. 4, on remarquera plus spécialement les sphérules nucléoliennes et la structure apparemment hétérogène de certaines baguettes axopodiques (diamètre nucléaire : 55 μ).

FIG. 8. — Couche ectoplasmique avec granules pigmentaires et phaeodium chez *Rhizosphaera trigonacantha* Hkl.

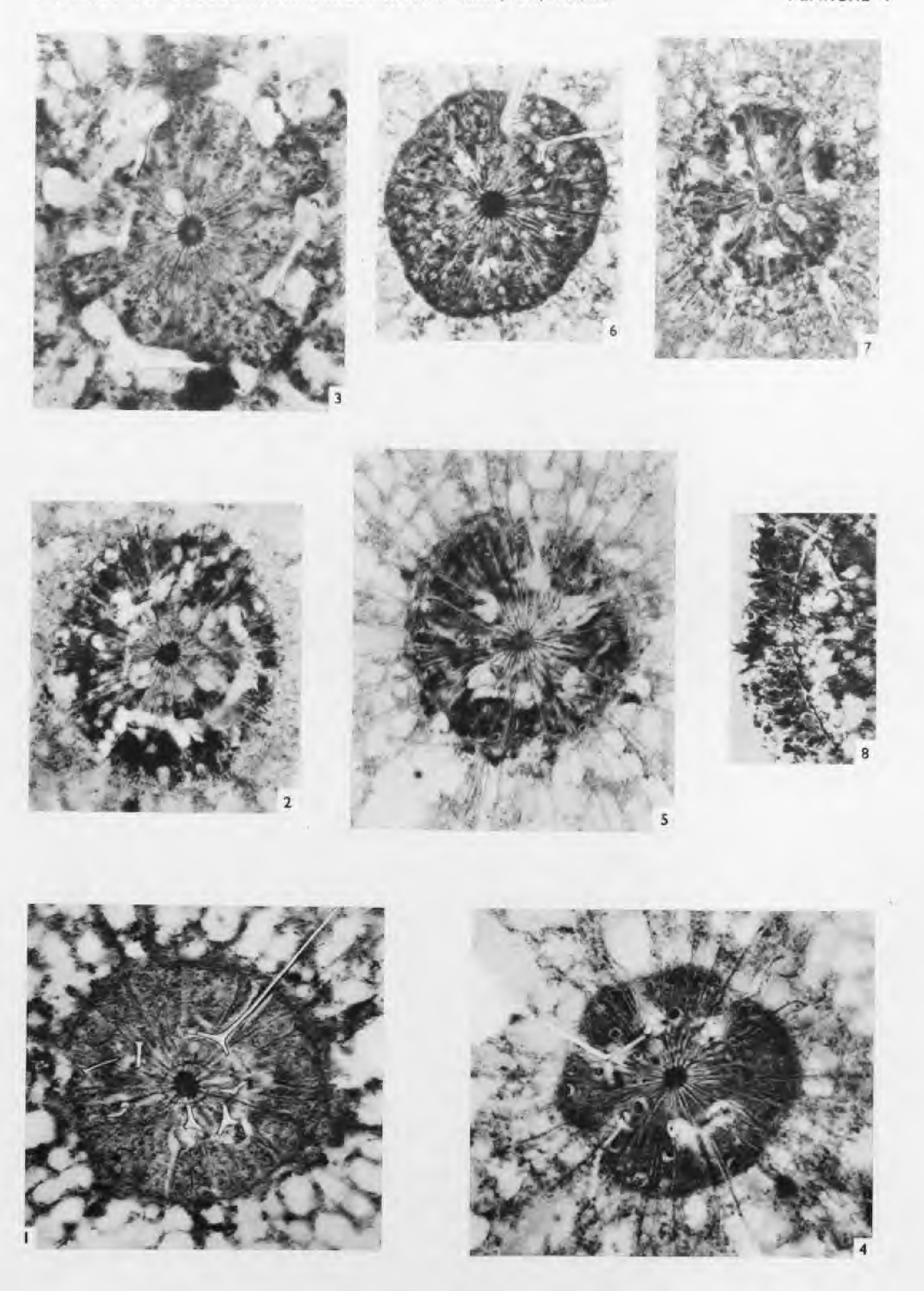

3
6
7
2
5
8
1
4

PLANCHE VI

FIG. 1-2-3. *Spongodendron macrodoras* nov. gen. nov. sp.
Vue générale de la capsule centrale (diamètre : 92 μ) et complexe nucléo-axoplastique (diamètre noyau : 50 μ).

FIG. 4. *Diplospongus dendrophorus* MAST.
Vue générale de la capsule centrale (diamètre : 200 μ) et de la couche ectoplasmique.

FIG. 5. *Diplospongus dendrophorus* MAST.
Complexe nucléo-axoplastique (× 600).

FIG. 6. *Diplospongus dendrophorus* MAST.
Fusules capsulaires et faisceau axopodique (× 600).

FIG. 7-8-9. *Diplospongus* sp.
Vue générale de la capsule centrale (300 μ) et complexe nucléo-axoplastique (noyau : 60 μ).
Les lobes nucléaires plus chromatiques, visibles sur la fig. 9, sont ceux au niveau desquels les chromosomes ont élaboré de la pyrénine.

FIG. 10. *Spongosphaera polyacantha* Hkl.
Fusules de la membrane capsulaire (× 1500).

FIG. 11. *Heliaster hexagonium* nov. gen. nov. sp.
Rosettes pétaloïdes du squelette et axoplaste (× 1000).

FIG. 12. *Cladococcus* sp.
Papilles de la membrane nucléaire (× 1600).

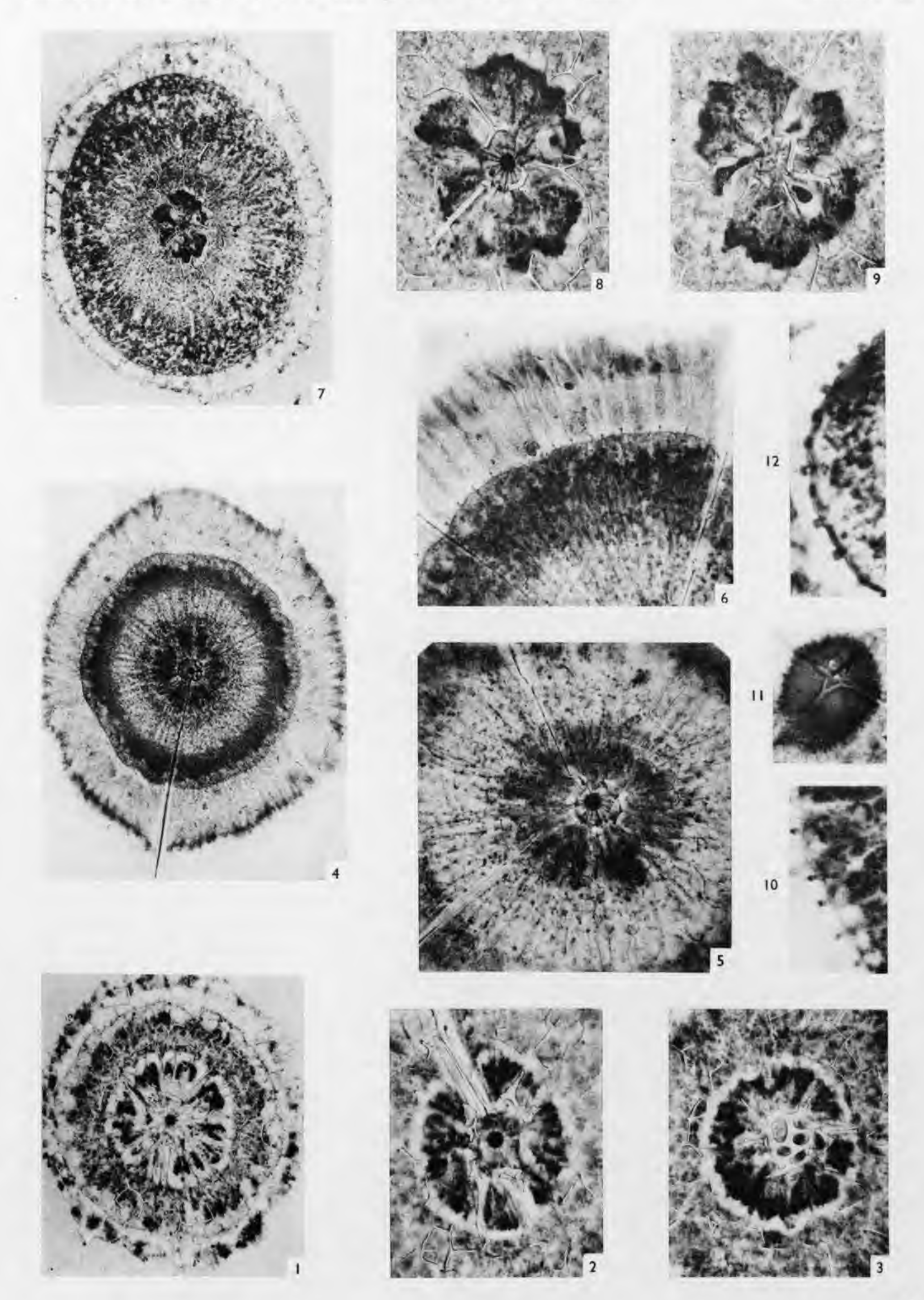

7
8
9
12
6
11
4
10
5
1
2
3

PLANCHE VII

Fig. 1. *Plegmosphaera coronata* nov. sp.
Noyau en présporogenése. Centrosome avec chromosomes rayonnant autour de lui. Ergastoplasme périnucléaire (N : 50 μ).

Fig. 2. *Plegmosphaera coronata* nov. sp.
Noyau en présporogenése avec centrosome. Restes d'axoplaste et de canaux intranucléaires. Ergastoplasme périnucléaire (N : 40 μ).

Fig. 3. *Spongodrymus gracilis* nov. sp.
Complexe nucléo-axoplastique (× 550).

Fig. 4. *Plegmosphaera* sp.
Ergastoplasme et cristaux cubiques éosinophiles périnucléaires (N : 50 μ).

Fig. 5. *Spongodendron macroras* nov. gen. nov. sp.
Complexe nucléo-axoplastique (× 800).

Fig. 6. *Heliaster hexagonium* nov. gen. nov. sp.
Vue tangentielle montrant les axopodes, en coupe transversale, se frayant un passage au travers des mailles de la coque.

Fig. 7. *Plemosphaera entodictyon* Hkl.
Complexe nucléo-axoplastique. Portions hétérochromatiques des chromosomes pelotonnés par places. (N : 70 μ).

Fig. 8. *Plegmosphaera leptoplegma* Hkl.
Complexe nucléo-axoplastique (N : 55 μ).

Fig. 9. *Plegmosphaera pachyplegma* Hkl.
Complexe nucléo-axoplastique (N : 77 μ).

Fig. 10. Noyau d'un jeune *Diplosphaera hexagonalis* Hkl.
Montrant deux nucléoles corticaux et une zone centrale faite de chromosomes hétérochromatiques.

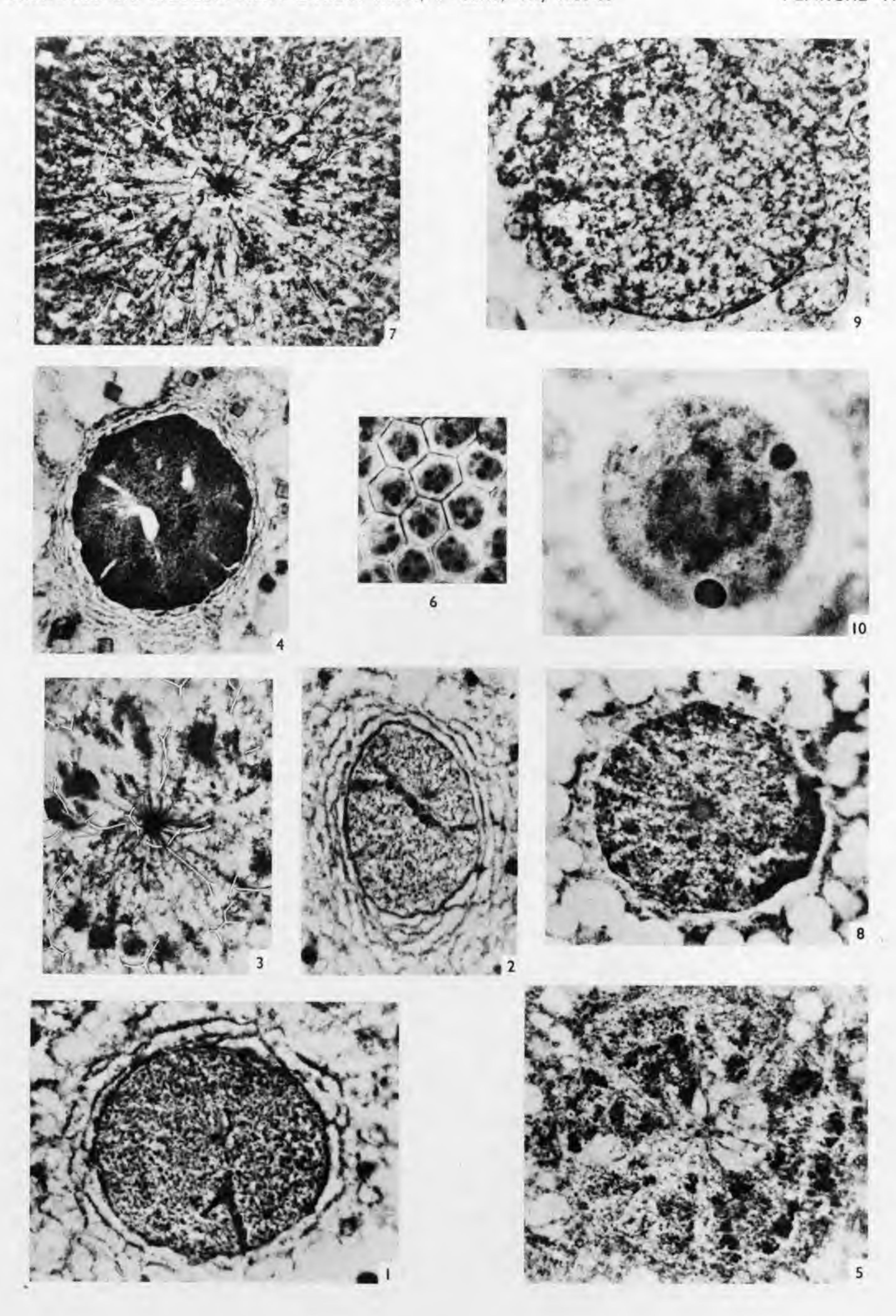

7
9
4
6
10
3
2
8
1
5

PLANCHE VIII

Plegmosphaera entodictyon Hkl.

FIG. 1-2-3-4. — Coupes équatoriales de la capsule centrale (fig. 1 : 210 μ; fig. 2 : 430 μ; fig. 3 : 270 μ; fig. 4 : 330 μ).

FIG. 5 à 9. — Noyaux plus fortement grossis et couche ergastoplasmique périnucléaire (noyaux : 80 μ). Nombreux pelotons de chromosomes hétérochromatiques. Aspect lobulé du noyau particulièrement net sur la fig. 8.

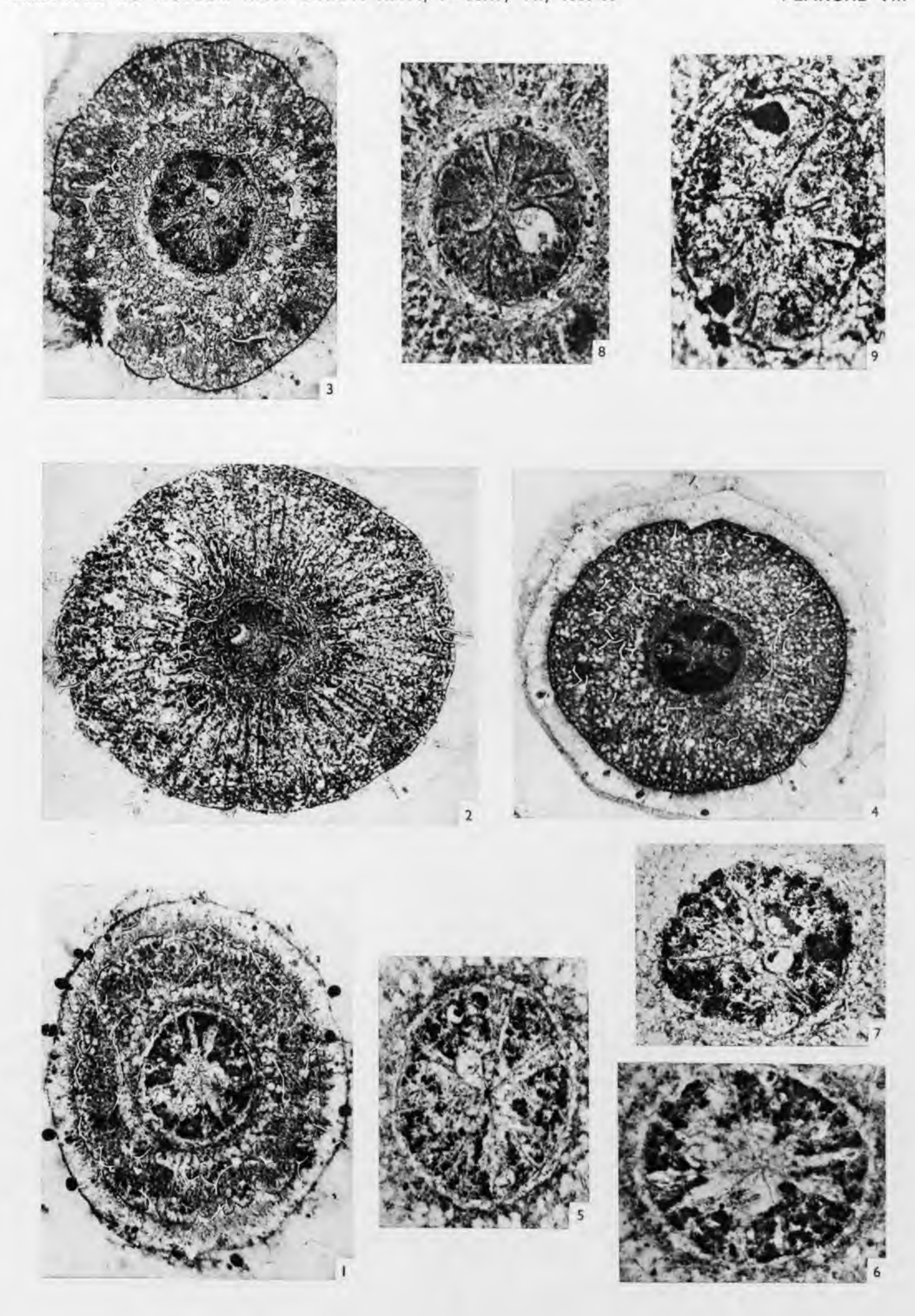

3
8
9
2
4
7
1
5
6

PLANCHE IX

FIG. 1-2-3. *Haliommatidium* sp.
(1) Coupe de la capsule centrale montrant le noyau indivis. — (2) Noyau plus fortement grossi; les analogies avec un noyau d'Anaxoplastidié sont frappantes. — (3) Coupe d'un individu enkysté : le noyau, de grande taille, est découpé en lobes par les spicules.

FIG. 4-5-6. — Rosette spiculaire centrale et axoplaste de divers Acanthaires. Sur la fig. 4, on peut observer le départ de deux axopodes (ax).

FIG. 7. *Centrocubus ruber* nov. sp.
Portion de la capsule centrale montrant les colonnettes axopodiales et leurs baguettes axopodiales rétractées (× 600).

FIG. 8-9-10. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Divers aspects du noyau et du cytoplasme axoflagellaire (N : 60 μ).

FIG. 11. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.
Noyau et colonnettes axopodiales.

FIG. 12. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.
Structure des colonnettes axopodiales (cax).

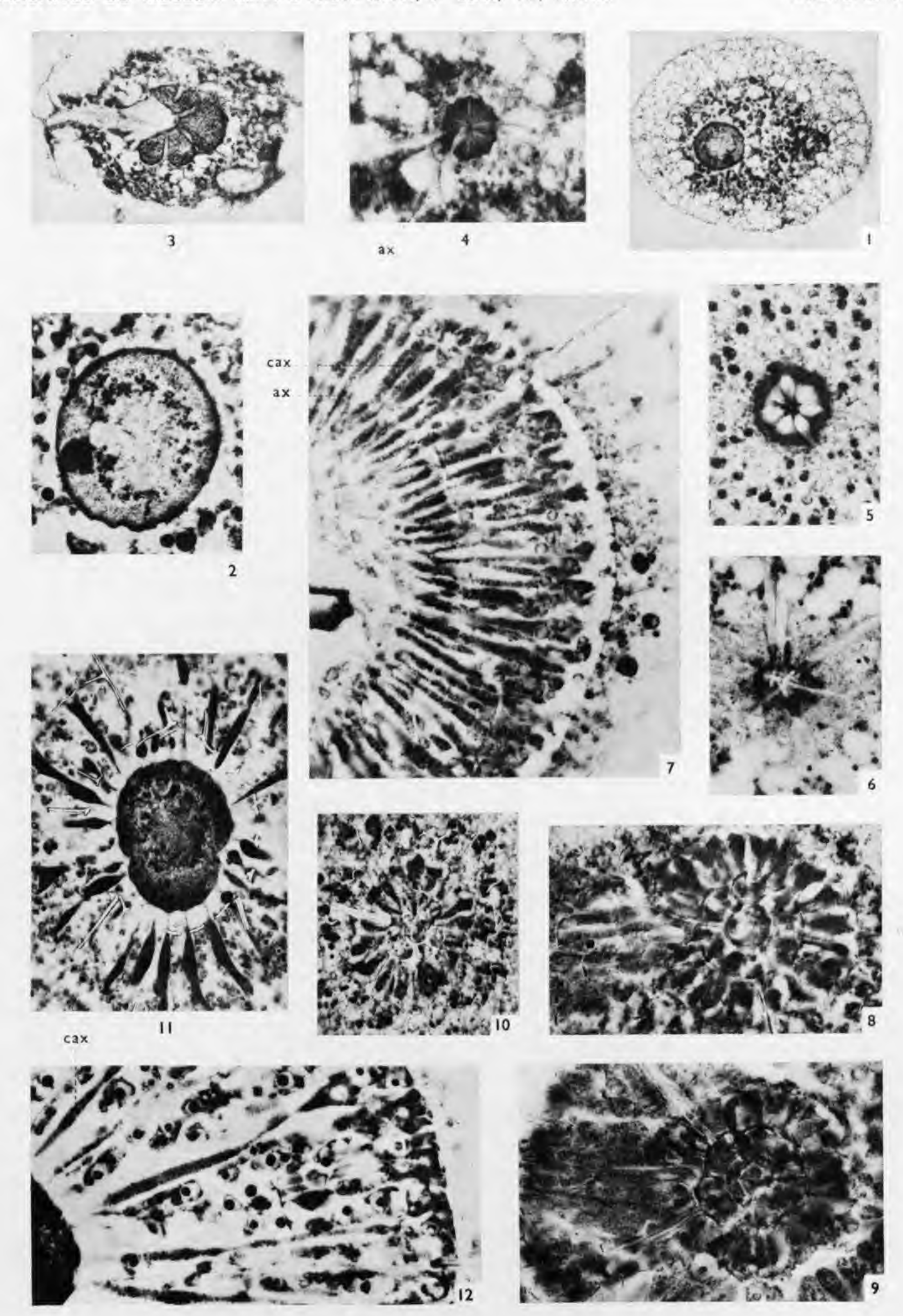

3
4
ax
1
cax
ax
5
2
7
6
11
cax
10
8
12
9

PLANCHE X

Plegmosphaera coronata nov. sp.

FIG. 1. — Individu végétatif. Vue générale de la capsule centrale avec ergastoplasme et cristaux éosinophiles cubiques bien visibles (grand diamètre cc : 270 μ).

FIG. 2. — Noyau d'un individu en présporogenèse. Centrosome visible. Restes de canalicules intranucléaires. Ergastoplasme périnucléaire (N : 60 μ).

FIG. 3. — Début de sporogenèse. Les masses chromosomiennes logent dans des vacuoles au sein d'un plasma dense qui résulte vraisemblablement d'une modification de l'ergastoplasme (cc : 240-310 μ).

FIG. 4. — Individu en sporogenèse avancée (cc : 280 μ).

FIG. 5-6 et 7. — Portions d'un individu en sporogenèse avancée (fig. 5 et 6 : × 950; fig. 7 : × 700).

FIG. 8. — Cortex de la capsule centrale d'un individu végétatif montrant les cristaux éosinophiles cubiques (ce) et les cristaux protéolipidiques corticaux (cp) (× 1000).

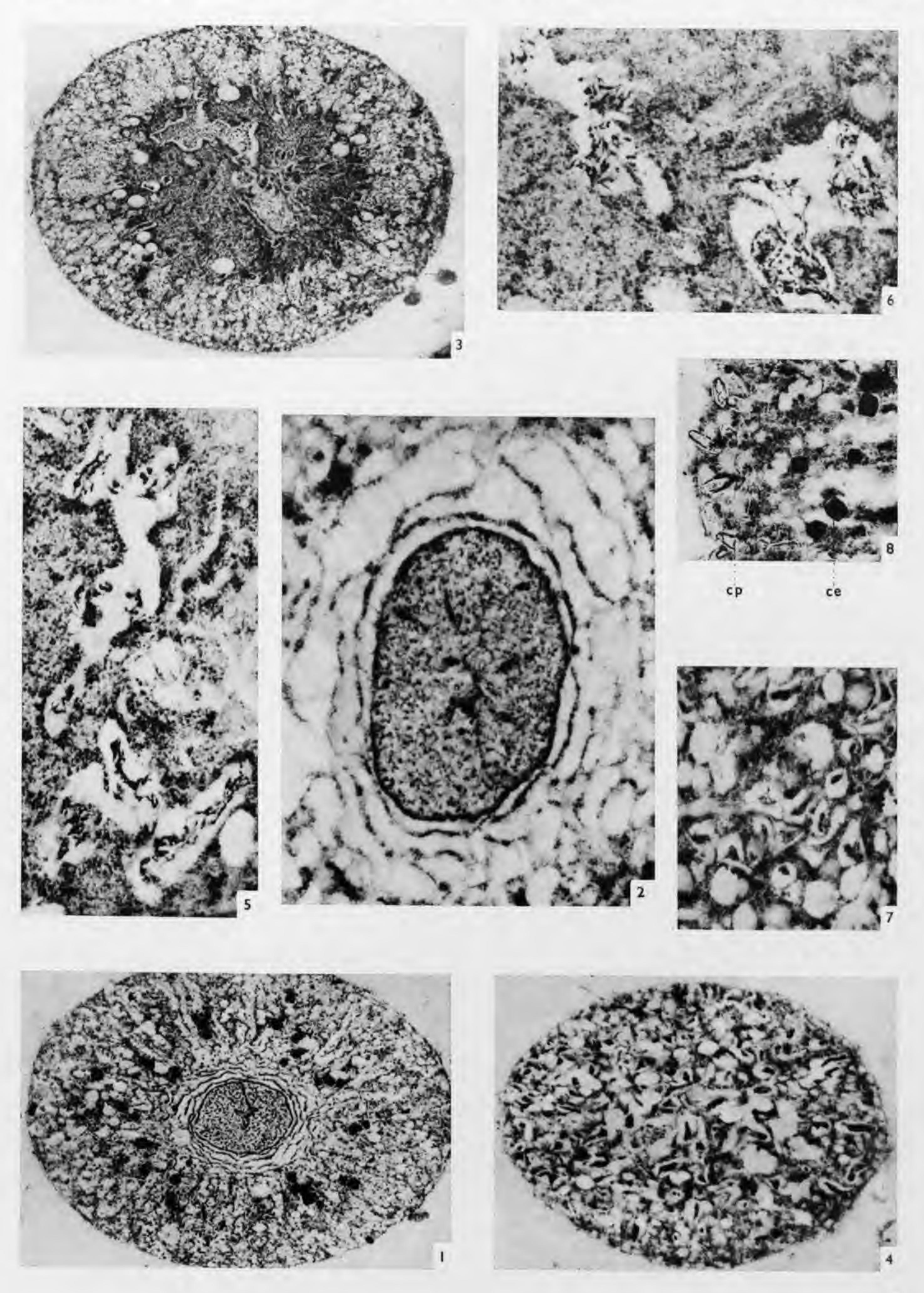

3
6
8
cp
ce
5
2
7
1
4

PLANCHE XI

Noyaux de Diplosphaerides

FIG. 1-2-3-4-5-6-7. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.
Noyaux aux divers stades de la croissance, tous représentés au même grossissement (× 1000). Bouin Mann.

FIG. 8. *Rhizoplegma radicatum* Hkl.
Noyau. L'hétérogénéité de la zone médullaire et les chromonemata du cortex clair sont particulièrement nets.

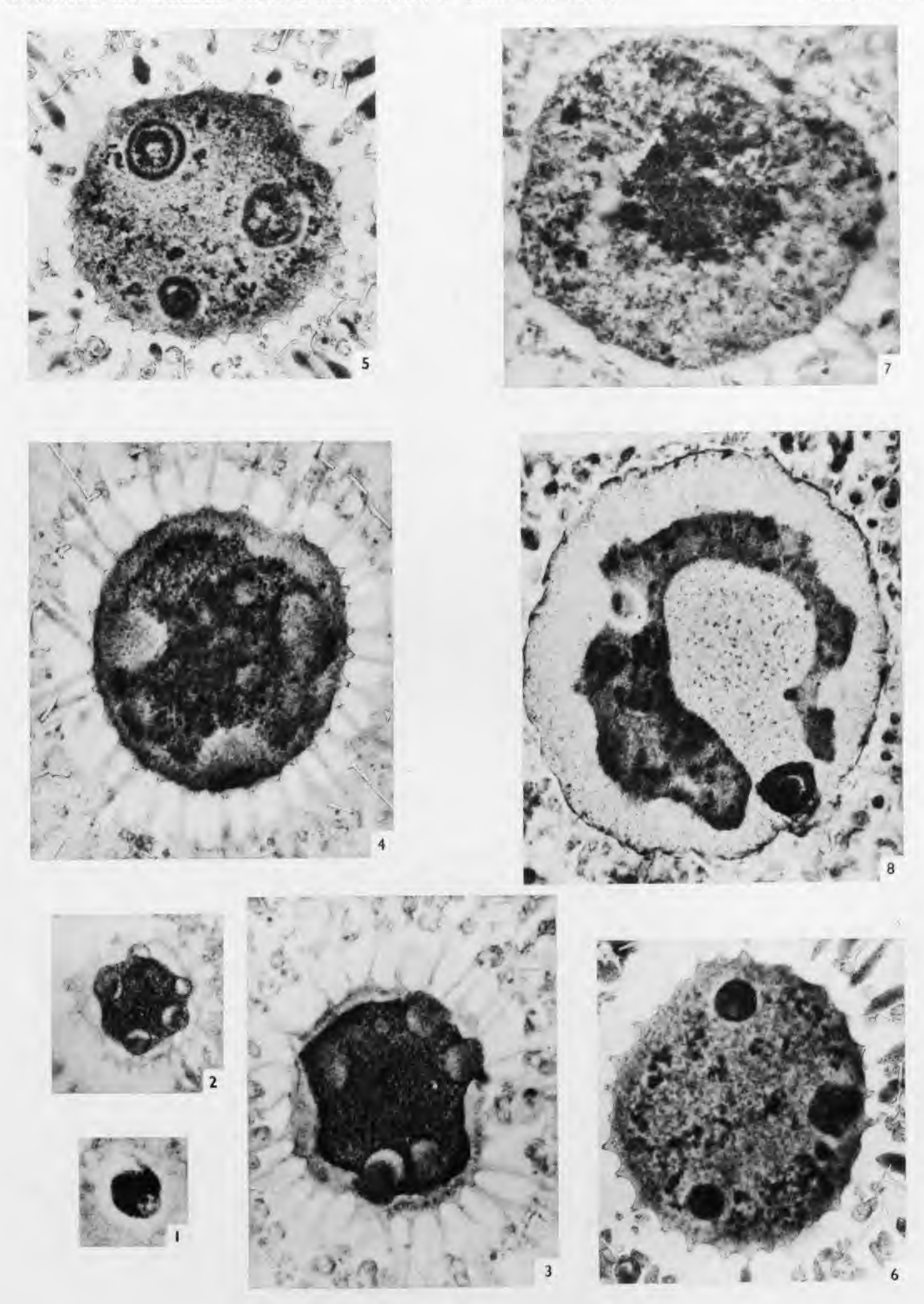

5
7
4
8
2
1
3
6

PLANCHE XII

Noyaux de Diplosphaerides

FIG. 1. *Cladococcus viminalis* Hkl.

Noyau végétatif à zone « hétérochromatique » centrale; Coupe tangentielle de deux nucléoles. Outre les colonnettes axopodiales (cax) et les papilles de la membrane nucléaire (p), on remarquera la branche spiculaire qui déprime la membrane, sans toutefois la traverser (× 1000).

FIG. 2. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.

Noyau à évolution anormale; hypertrophie des chromosomes de la région médullaire, et sécrétion par eux de pyrénine. Autour des matrices, se voient nettement les granules pyroninophiles (× 1000).

FIG. 3. *Arachnos phaera oligacantha* Hkl.

Individualisation d'un gros nucléole central. Les matrices tubuleuses des chromosomes sont fort visibles. Chromonemata non visibles sur la photographie (× 1000).

FIG. 4. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.

Noyau présporogenétique : les chromosomes hétérochromatiques de la région médullaire se présentent sous forme de cordons épais, qui rayonnent à partir du centrosome, non visible sur la figure (× 1000).

FIG. 5. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.

Noyau en présporogenèse. Perte de chromaticité des portions hétéro-chromatiques des chromosomes. Ces derniers, réduits à leur chromonema, montrent une spiralisation nette; par une de leurs extrémités, ils convergent sur le centrosome qui est excentrique et situé dans la partie gauche et inférieure de la sphère nucléaire. Dans le cortex de celle-ci, sous les papilles de la membrane, amas filamenteux chromatiques, appartenant peut-être au système axopodique (× 1000).

FIG. 6. *Diplosphaera hexagonalis* Hkl.

Noyau et colonnettes axopodiques. Masse chromatique décollée de la membrane nucléaire qui est très épaisse. On notera par place la présence de filaments axopodiaux pénétrant dans l'aire nucléaire (× 1000).

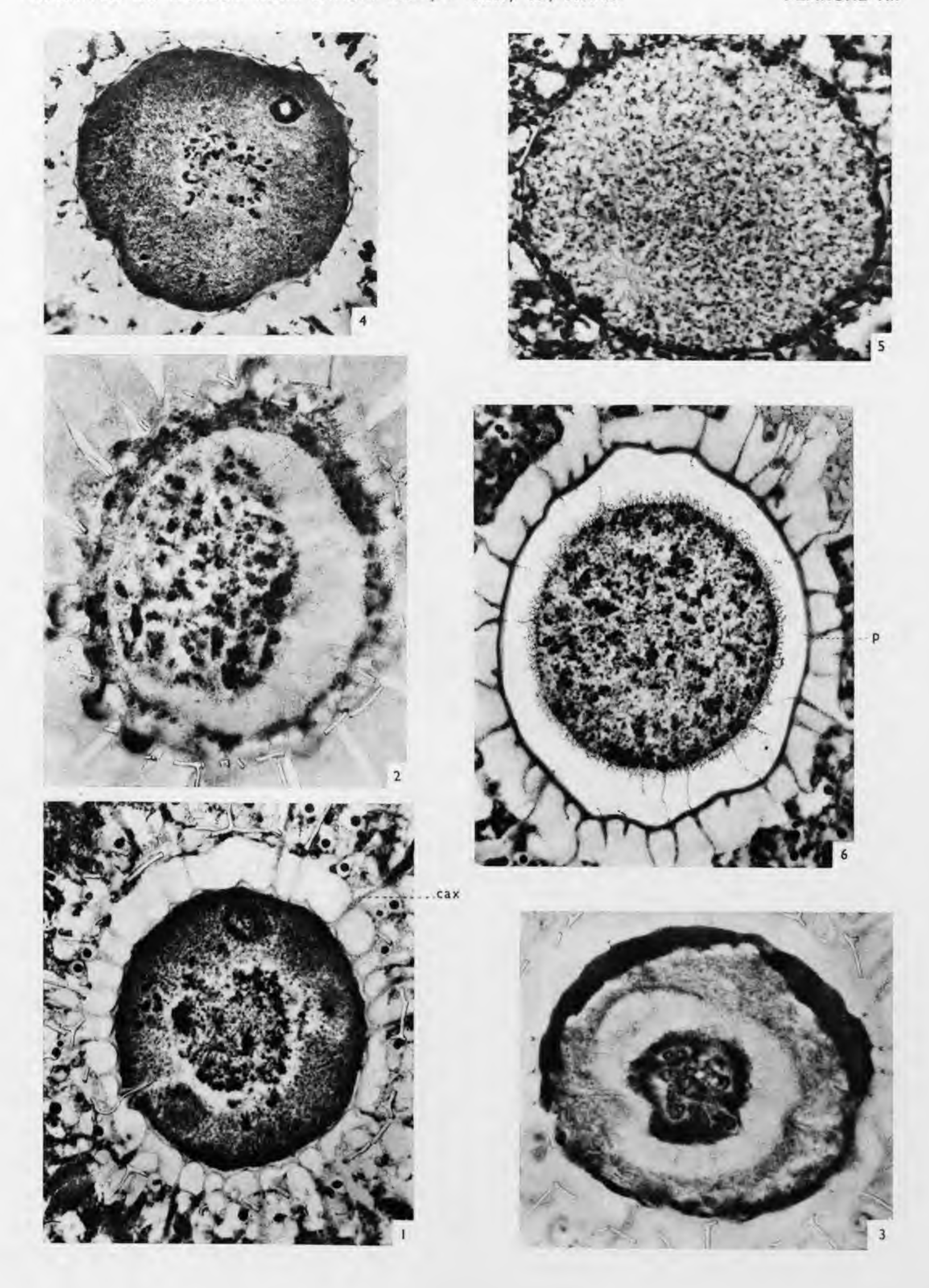

4
5
2
P
6
cax
1
3

PLANCHE XIII

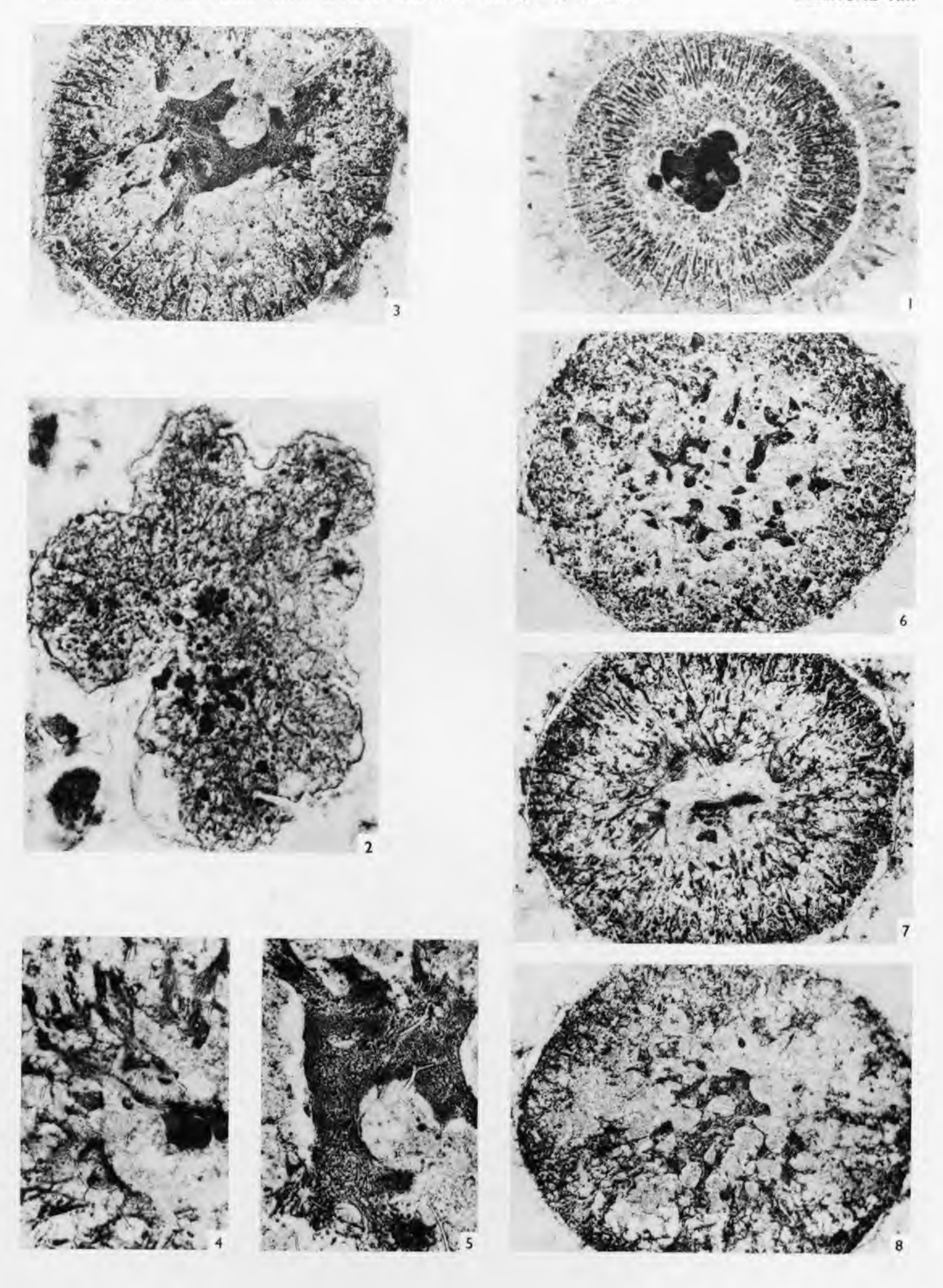
Centrocubus Hkl

FIG. 1. — Individu végétatif (cc : 400 μ).

FIG. 4-6-7-8. — Divers stades de la sporogenèse : accroissement de taille, ramifications et émiettement du noyau primaire en nombreuses masses chromosomiques polyploïdes (capsule centrale allant de 500 à 550 μ).

FIG. 2. — Noyau présporogénétique. Chromosomes réduits à des chromonemata spiralisés. Quelques gouttelettes nucléoliennes (en noir) (× 1000).

FIG. 3 et 5. — Deux aspects du noyau en début de sporogenèse. Sur la fig. 3 l'écheveau chromosomique est encore en relation avec un fragment dense du noyau primaire (fig. 3 : × 300 et fig. 5 : × 500).



3
1
6
2
7
4
5
8

PLANCHE XIV

Centrocubus Hkl (Grossissement 1000)

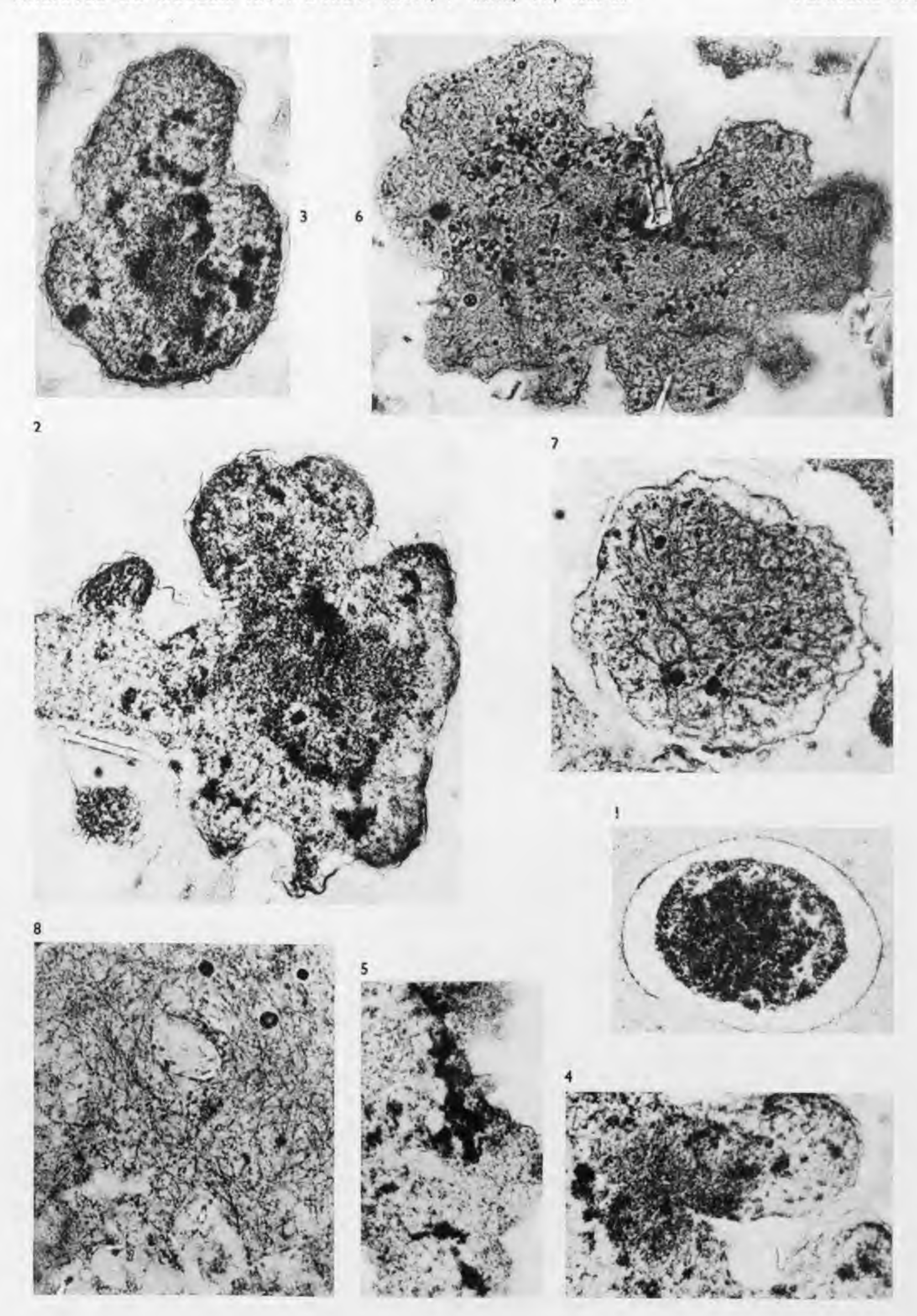
Fig. 1. — Noyau jeune à contours réguliers.

Fig. 2 et 3. — Noyaux d'individus plus âgés. On remarquera la similitude de leur structure avec celle des noyaux d'*Arachnosphaera* : les portions hétérochromatiques des chromosomes sont celles qui élaborent la substance nucléolienne.

Fig. 4 et 5. — Fragments de noyaux montrant les régions hétérochromatiques aux dépens desquelles sont élaborés les nucléoles.

Fig. 6 et 7. — Noyaux en présporogenèse. En certains points, on voit nettement les sphérules nucléoliennes entourer directement le chromonema.

Fig. 8. — Fragment d'une masse chromosomique essaimée dans le cytoplasme au moment de la sporogenèse. On y observe facilement les filaments chromonématiques, mais aucun centrosome n'est visible.



4

PLANCHE XV

FIG. 1. *Haeckeliella macrodoras* nov. gen. nov. sp.
(cc : 300 μ). Vue générale de la capsule centrale qui est lobée.

FIG. 2. *Haeckeliella macrodoras* nov. gen. nov. sp.
Noyau : 55 μ. La masse corticale nucléaire, après fixation, se contracte et se décolle de la membrane; elle apparaît couverte de petites expansions en forme de larmes qui correspondent chacune à une papille de la membrane c'est-à-dire à une colonnette axopodiale.

FIG. 3. *Haeckeliella macrodoras* nov. gen. nov. sp.
Noyau partiellement décollé de la membrane nucléaire. Au côté interne, de celle-ci, sous chaque papille, se voit une gouttelette chromatique, seul vestige, après fixation, des liens qui, sur le vivant, unissent noyau et colonnettes axopodiques.

FIG. 4. *Cladococcus viminalis* Hkl.
Fragment du noyau dont la masse chromatique présente une série d'expansions filiformes correspondant chacune à une papille de la membrane, c'est-à-dire à une colonnette axopodique (× 300).

FIG. 5. *Cladococcus viminalis* Hkl.
Noyau avec membrane épaisse et papilles axopodiques nettes. Remarquer les chromosomes fortement sidérophiles qui rayonnent à partir du centre nucléaire (× 500).

FIG. 6. *Cladococcus* sp.
Noyau avec papilles axopodiales particulièrement développées. Les chromosomes de la région médullaire sont peu nets car la coupe n'est pas tout à fait équatoriale.

FIG. 7. *Larcoïdae* du groupe des *Lithelinae.*
Individu en début de sporogenèse et chez lequel se voit encore nettement le cytoplasme axoflagellaire plus sidérophile et auquel correspondent des fusules capsulaires de plus grosse taille.

FIG. 8. *Larcoïdae* du groupe des *Lithelinae.*
Groupes chromosomiques de l'individu précédent polarisés sur des plaques centromériennes.

FIG. 9. *Spongurus* sp.
Noyau homogène avec grains nucléoliens corticaux.

FIG. 10. *Cristallosphaera cristalloïdes* (Discoïdae) POPOFSKY.
Noyau homogène, découpé en lanières étroites, anastomosées, par suite du squelette siliceux spongieux qui fait obstacle à sa croissance (diamètre de la coque : 38 μ).

FIG. 11. *Diplosphaera hexagonalis* Hkl.
Coupe tangentielle de la capsule centrale d'un individu fixé. Les hexagones correspondent aux limites de la gelée qui entoure les divers lobes de la capsule centrale.

FIG. 12. *Actinosphaera capillaceum* (Hkl) nov. gen.
Membrane capsulaire décollée de l'endoplasme, fusules (f) restant reliées aux baguettes axopodiales par une gaine ténue et transparente.

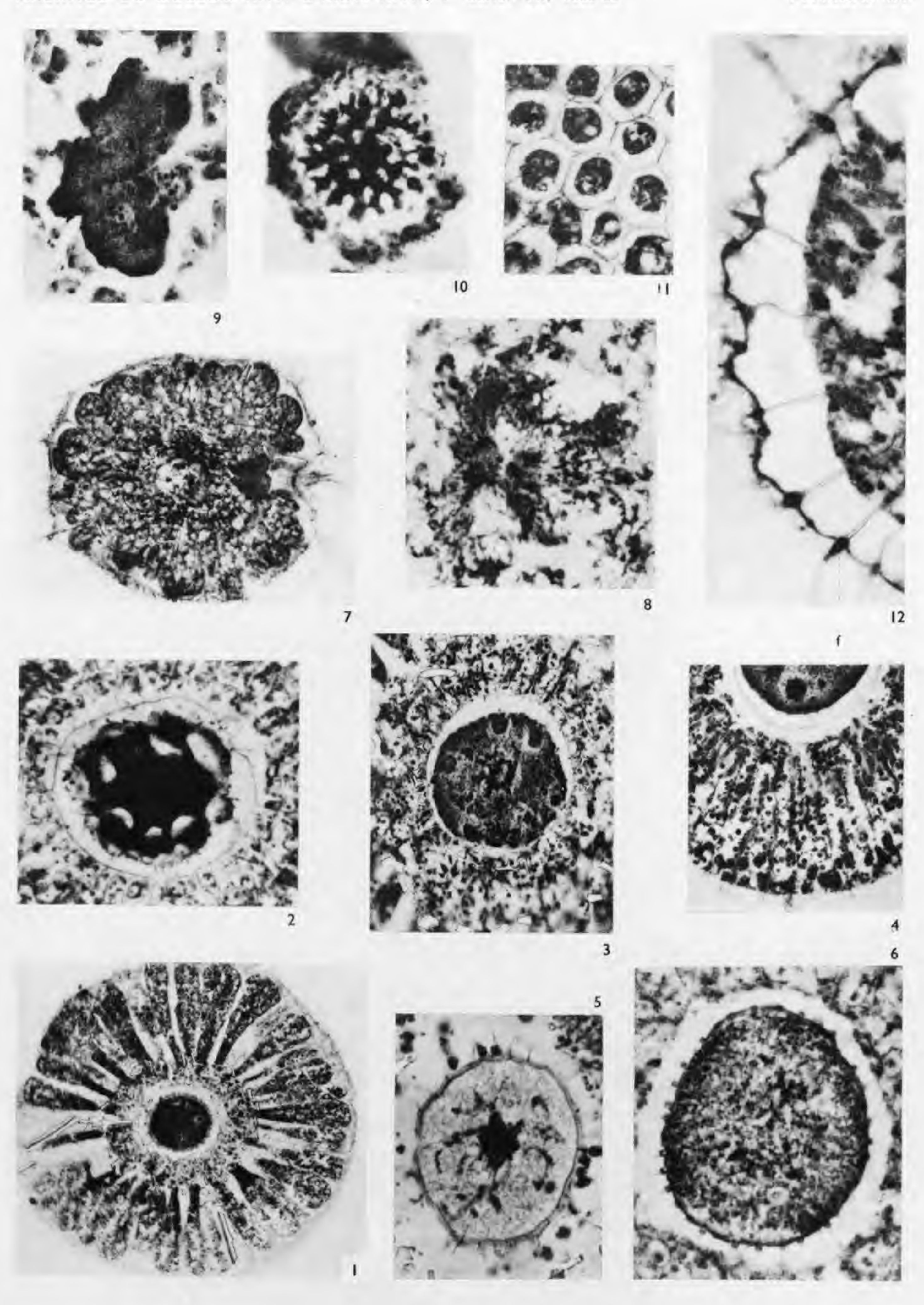

9
10
11
7
8
12
f
2
3
4
6
5
1

PLANCHE XVI

Thalassicolla nucleata HUXLEY (× 1000)

FIG. 1 et 2. — Portion centrale d'un noyau en présporogenèse. Sur la sphère archoplasmique convergent à la fois de très nombreux chromonemata fins, dépourvus de toute sidérophilie et des chromosomes hétérochromatiques, pelotonnés par places.

FIG. 3-4-5-7. — Différents aspects des cordons nucléoliens. La portion médullaire, sidérophile de chacun d'eux est faite de pyrénine. Elle présente une structure finement vacuolaire et retient vivement l'éosine. La zone corticale a, au contraire, un aspect finement granuleux et retient le bleu de méthyle. Elle est constituée de nombreux filaments « nucléolonématiques », apparemment granuleux et enroulés en hélice autour de la portion éosinophile du nucléole.

FIG. 6. — Nucléoles sphéruleux morphologiquement analogues à ceux de *Thallassolampe*.

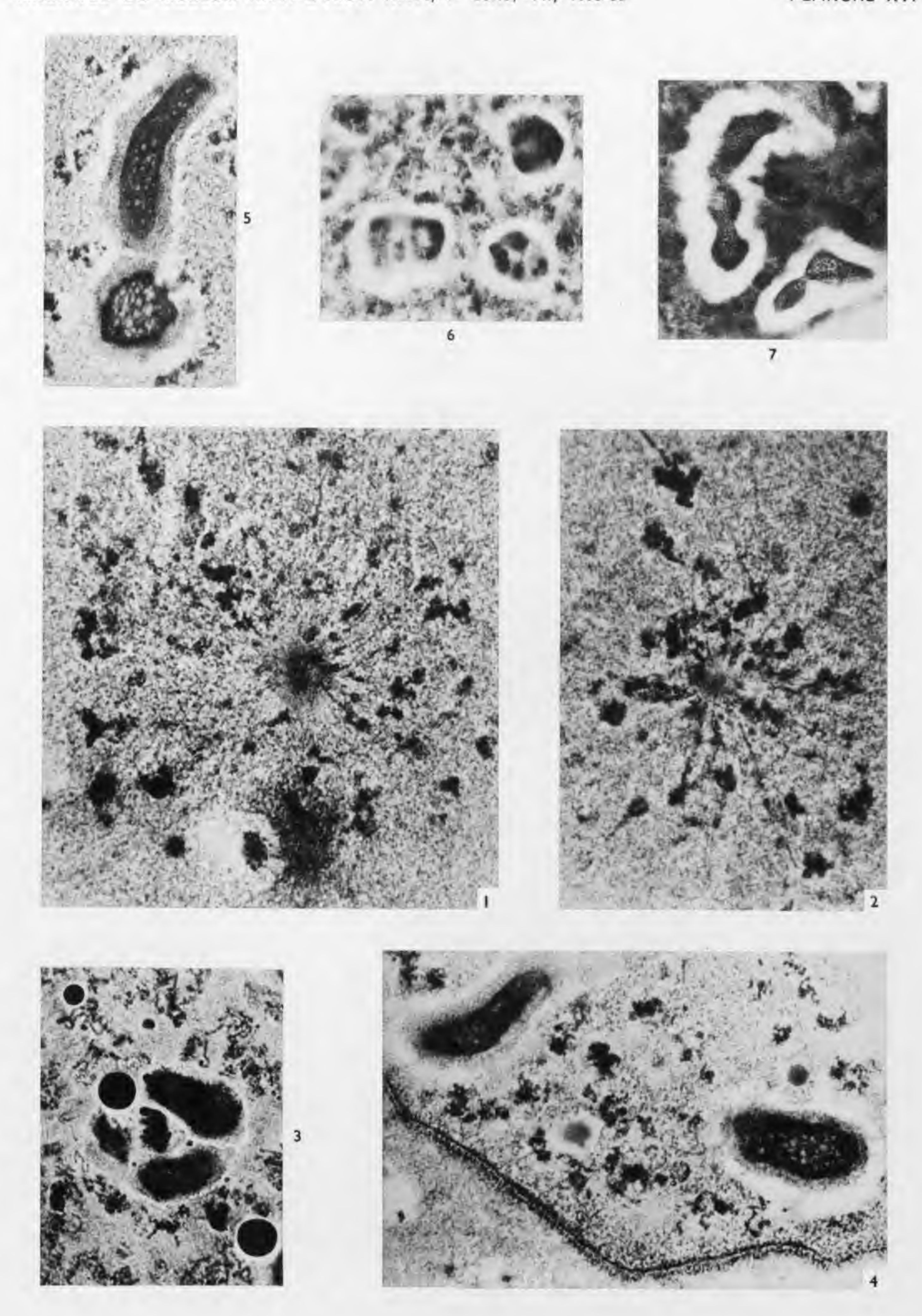

5
6
7
1
2
3
4

PLANCHE XVII

Thalassoxanthium et Bathysphaera (× 1000).

FIG. 1. *Thalassoxanthium spumidum* nov. sp.
Portion d'un noyau en présporogenèse montrant une énorme plage archoplasmique sur laquelle convergent, en nombre considérable, des chromonemata. La plupart des chromosomes hétérochromatiques ont perdu, ou presque, leur sidérophilie. A ce stade et dans cette espèce, comme chez les Thalassicolles, les cordons nucléoliens se localisent à la périphérie de l'aire chromatique.

FIG. 2. *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum* nov. sp.
Coupe épaisse d'un noyau primaire intéressant 4 nucléoles, en cours d'individualisation. Chacun de ces organites, à ce stade, est une grosse vésicule (30 μ) contenant du nucléoloplasme et au sein de laquelle se pelotonne le segment apical d'un chromosome nucléolien.

FIG. 3 et 4. *Bathysphaera pelagica* nov. gen. nov. sp.
Portion du noyau primaire avec vésicules nucléoliennes ne contenant pas encore de pyrénine.

FIG. 5 et 6. *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum.*
Chromosomes nucléoliens commençant à élaborer de la pyrénine.

FIG. 7. — *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum* nov. gen. nov. sp.
Quelques chromosomes nucléoliens en voie de division.

FIG. 8 et 9. *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum* nov. gen. nov. sp.
Petits amas pyroninophiles, au sein du noyau, indépendants des gros nucléoles sphéruleux.

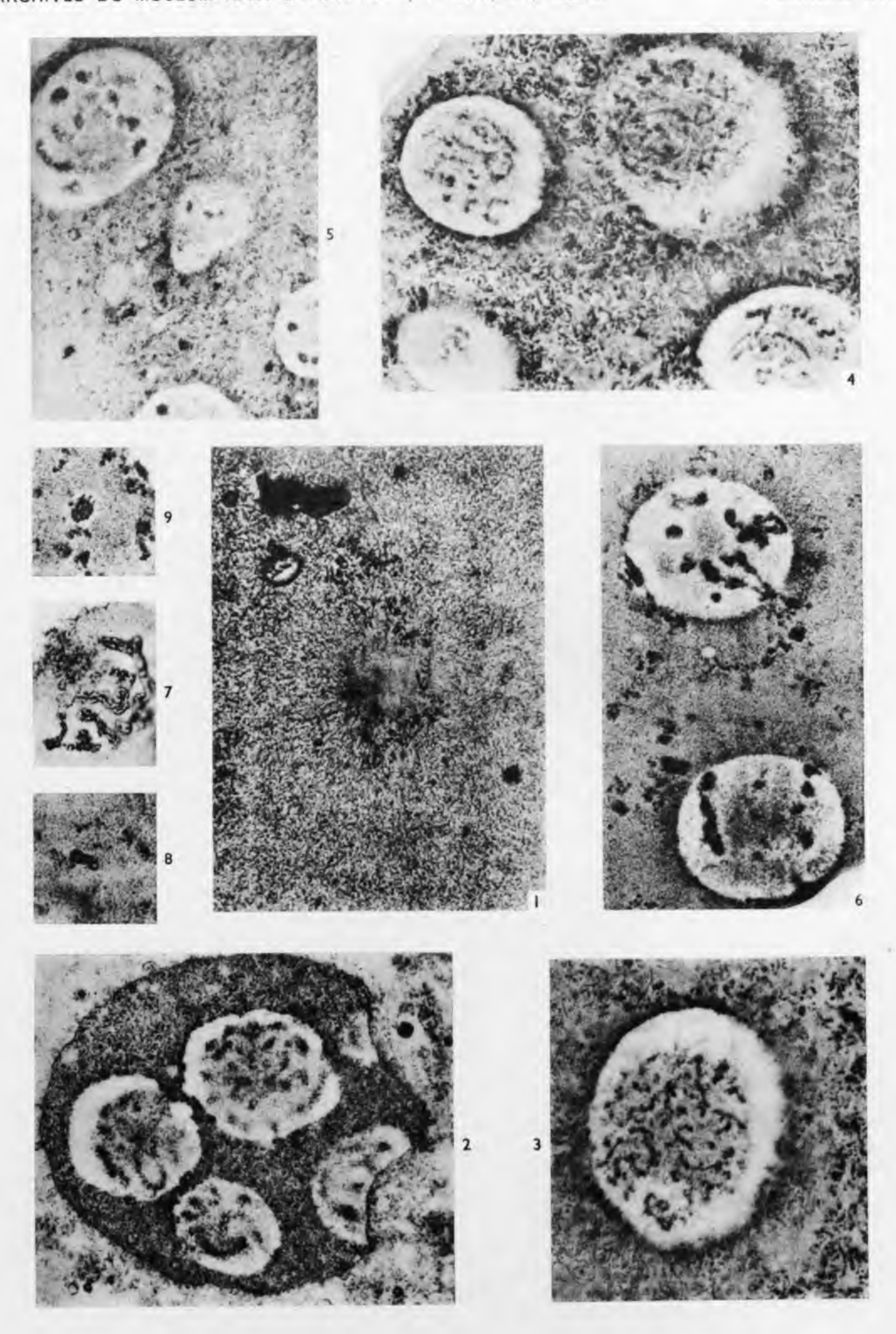

5
4
9
7
8
1
6
2
3

PLANCHE XVIII

FIG. 1. *Bathysphaera pelagica* nov. gen. nov. sp.
Noyau entier photographié après fixation et coloration en masse au Mann. Au moins huit nucléoles en voie d'individualisation sont visibles (diamètre du noyau : 85 μ).

FIG. 2. *Bathysphaera pelagica* nov. gen. nov. sp.
Chromosomes nucléoliens commençant à élaborer de la pyrénine. Bouin Mann.

FIG. 3 à 7. *Thalassoxanthium sphaeronucleolatum* nov. sp.
Divers stades de l'individualisation des nucléoles. Sur la fig. 4, l'un d'eux (en haut, à droite) n'est encore représenté que par un amas de chromosomes fins et étroitement pelotonnés; les figures 5 et 6 concernent un même nucléole photographié avec (fig. 6) ou sans (fig. 5) écran rouge. Bouin Mann (× 1000).

FIG. 8 à 14. *Thalassolampe margarodes.* Hkl.
Nucléoles. La fig. 11 représente un nucléole en voie de formation La fig. 12 concerne un nucléole photographié avec un écran rouge de sorte que la masse pyrénienne centrale apparaît très peu chromatique. Bouin Mann (× 1000).

FIG. 15. *Thalassolampe margarodes* Hkl.
Nucléole fixé à l'alcool formol acétique et coloré par la méthode de Unna. Les masses claires corticales correspondent à des sections du cordon osmiophile (cordon pyrénien) qui a été altéré par la fixation et qui a partiellement perdu de ce fait sa pyroninophilie.

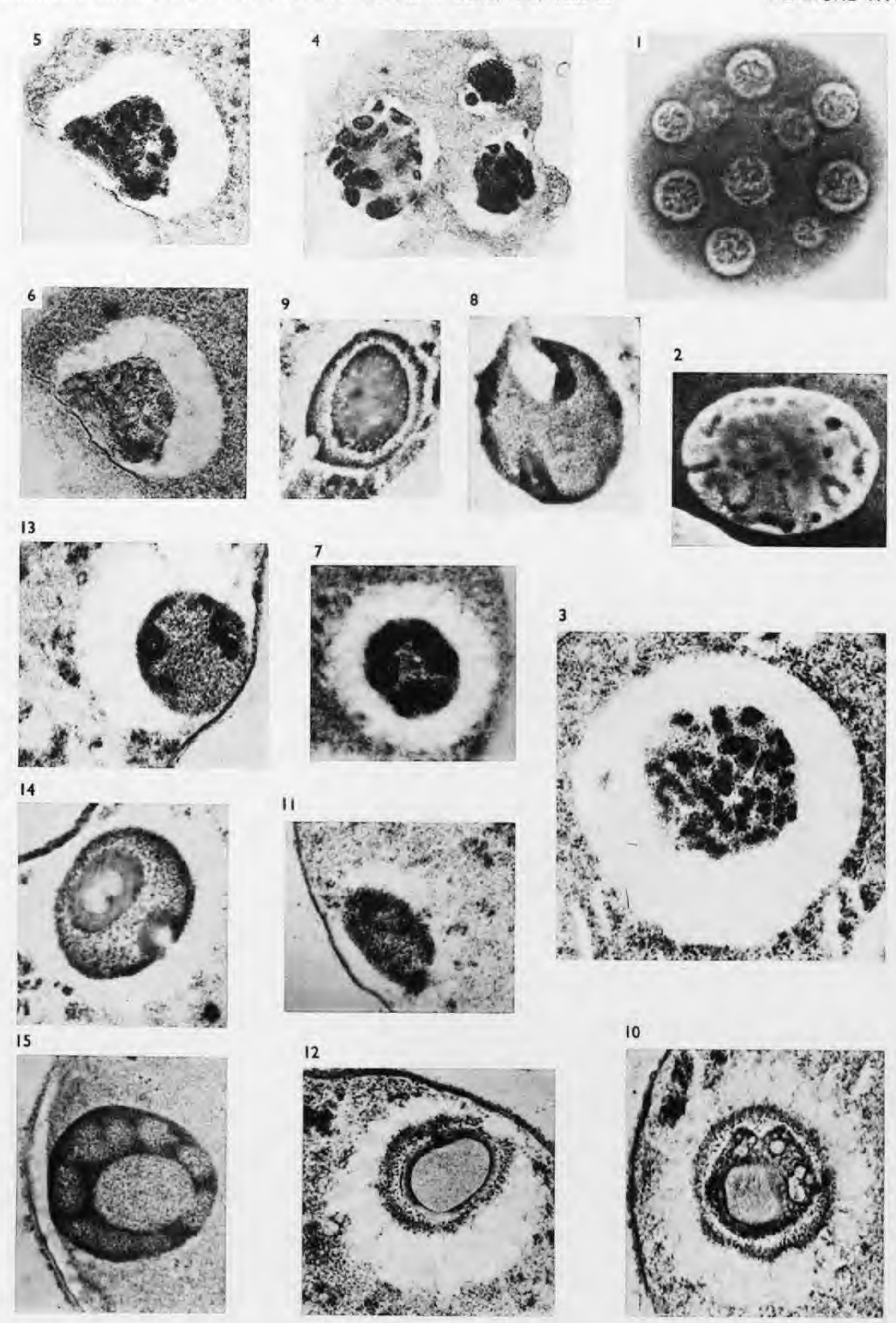

5
4
1
6
9
8
2
13
7
3
14
11
15
12
10

PLANCHE XIX

FIG. 1-2-3. *Thalassophysa sanguinolenta* Hkl.
Coupe d'une capsule centrale en sporogenèse montrant diverses étapes de la dépolyploïdisation du noyau au cours de divisions successives. Sur la photographie 3, un noyau secondaire dont le stock chromosomique est approximativement le même que celui des spores.

FIG. 4. *Spongosphaera polyacantha* Hkl.
Fusules capsulaires (f) et axopodes (ax). Après fixation, accumulation de stéréoplasme dans la portion extracapsulaire des axopodes.

FIG. 5. *Excentroconcha minor* MAST.
Coupe de la calotte nucléaire passant par l'axoplaste. Canalicules intranucléaires particulièrement nets. Contre la paroi externe de chacun d'eux s'enroule en hélice un filament chromatique dont l'interprétation nous échappe.

FIG. 6. *Aulacantha scolymantha.*
Chromosomes nucléoliens : gouttelettes de pyrénine réparties selon une hélice autour du chromosome qui perd, partiellement tout au moins, sa charge en ADN.

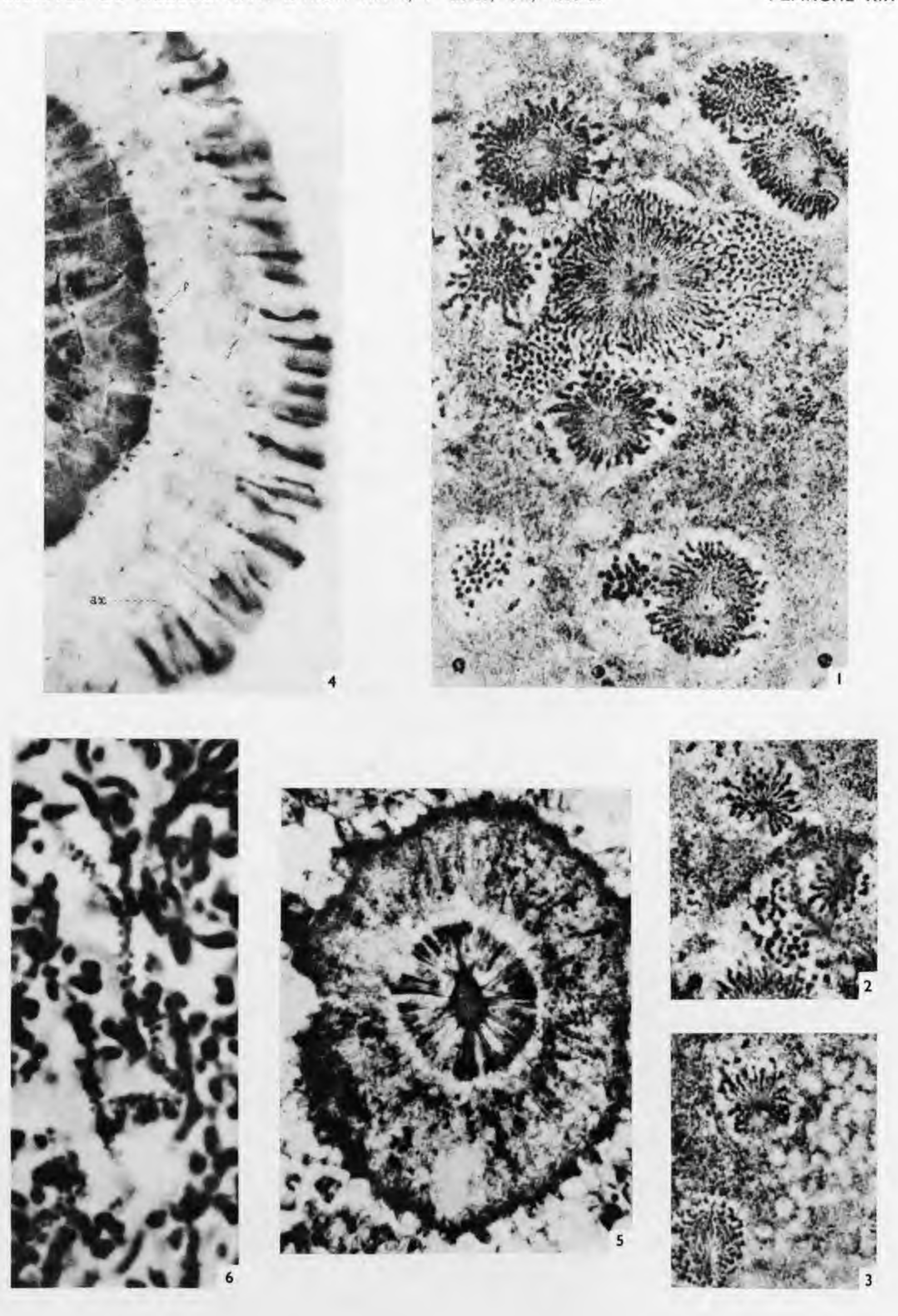

p
ax
4
1
6
5
2
3

PLANCHE XX

FIG. 1. *Actinosphaera capillaceum* Hkl.
Coupe équatoriale de la capsule centrale. Bouin Mann.

FIG. 2-3 et 4. *Spongosphaera polyacantha* Hkl.
Divers stades de croissance.

FIG. 5-6 et 7. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Vue d'ensemble et détail du squelette.

FIG. 8 et 9. — Acanthaire indéterminé en voie d'enkystement et montrant en particulier les nombreuses perforations de la capsule centrale.

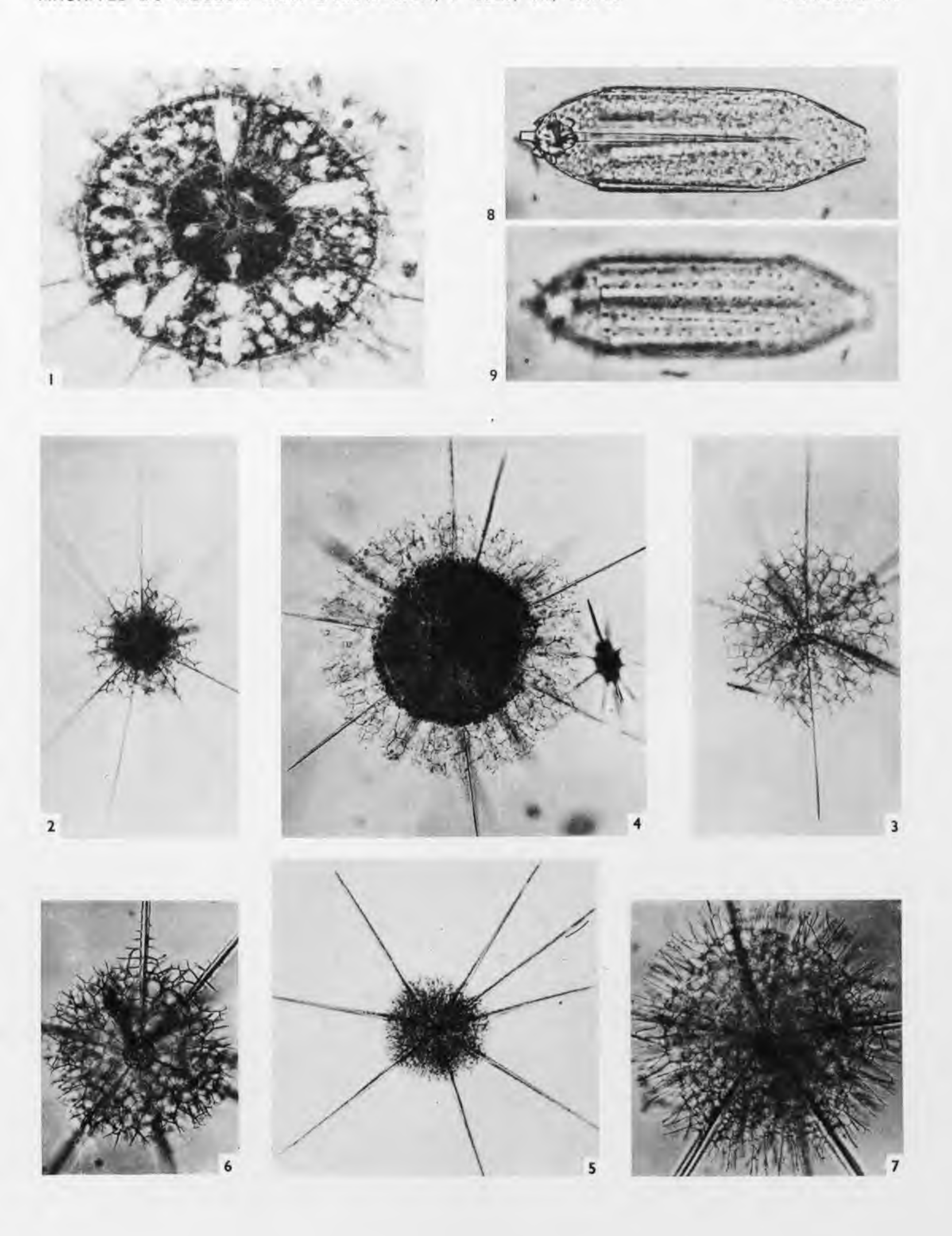

1
8
9
2
4
3
6
5
7

PLANCHE XXI

FIG. 1. *Cladococcus* sp.
Individu montrant la couche sarcodique périphérique au moment de la phase d'extrusion des pseudopodes.

FIG. 2. *Dictyocoryne* voisin de *D. charybdaea* Hkl.
Système pseudopodique et axoflagelle (axf) photographiés sur le vivant.



axf

2

PLANCHE XXII

FIG. 1 et 2. *Cystidium* sp.
Pseudopodes réticulés.

FIG. 3. *Tetrapyle* sp.
Axoflagelle. On voit très nettement sur la photographie que ce dernier résulte de la fusion d'axopodes élémentaires.

FIG. 4. *Heliaster hexagonium* nov. gen.
Axopodes.

FIG. 5. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Détail d'un tronc axopodique (ax) issu de l'axoplaste (a) et se ramifiant à sa sortie de la calotte nucléaire.

FIG. 6. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.
Grains pigmentaires groupés aux pôles de la capsule centrale (cc : 240 μ).

FIG. 7. *Heliaster hexagonium* (Hkl) nov. gen.
Vue générale du Sphaerellaire. Remarquer tout spécialement le cytoplasme axoflagellaire et les Xanthelles péricapsulaires (cc : 230 μ).

FIG. 8. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Granules pigmentaires (pig) photographiés sur le vivant.

FIG. 9. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Noyau et cytoplasme axoflagellaire; cristaux éosinophiles périnucléaires.

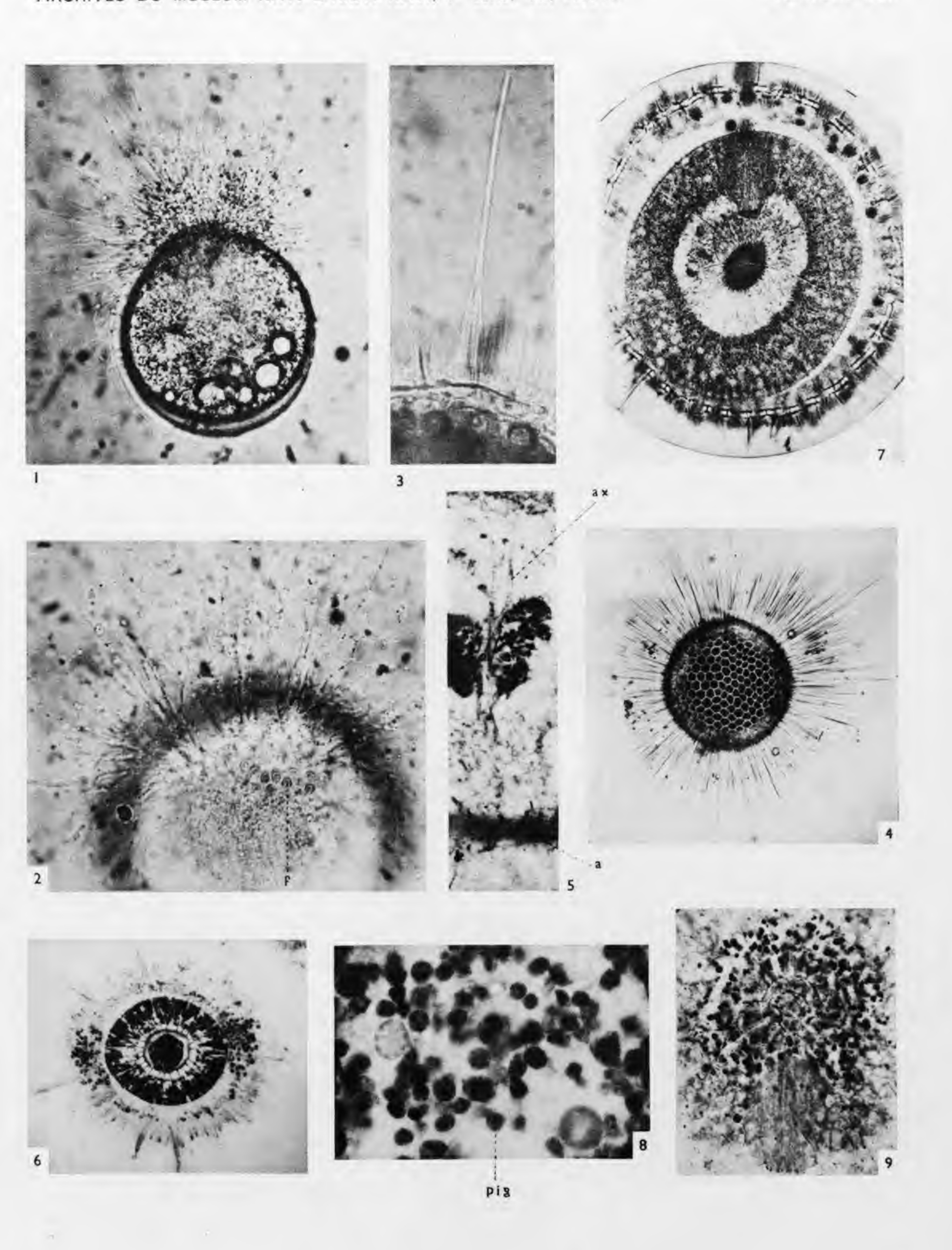

1
3
7
ax
2
P
5
a
4
6
8
9
pig

PLANCHE XXIII

Fig. 1. *Spongosphaera polyacantha* Hkl.
Vue générale de la capsule centrale (cc : 230 μ). On notera la présence d'un petit axoplaste intranucléaire et celle d'un cytoplasme axoflagellaire (cyt ax) bien développé. Les fusules de la membrane capsulaire sont beaucoup mieux individualisées que chez *S. streptacantha.*

Fig. 2. *Diplosphaera hexagonalis* Hkl.
Noyau; sous l'effet du fixateur, la masse chromatinienne s'est sensiblement décollée de la membrane. La zone médullaire, chromophile, est encore fort développée; des chromosomes tubuleux revêtus d'un manchon de grains pyroninophiles, en forment la partie centrale. Les nucléoles, bien individualisés, sont des sphères éosinophiles à l'intérieur desquelles se contournent des canalicules, seuls vestiges des chromosomes nucléoliens.

Fig. 3. *Dictyocoryne* voisin de *D. charybdaea* Hkl.
Coupe équatoriale montrant en particulier le noyau dont les lobes dessinent une spirale. Cette disposition est imposée par la morphologie du squelette interne.

Fig. 4. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Capsule centrale; coupe équatoriale n'intéressant pas le cytoplasme axoflagellaire.

Fig. 5. *Cystidium* sp.
(Nassellaire). Dictyosomes endocapsulaires.

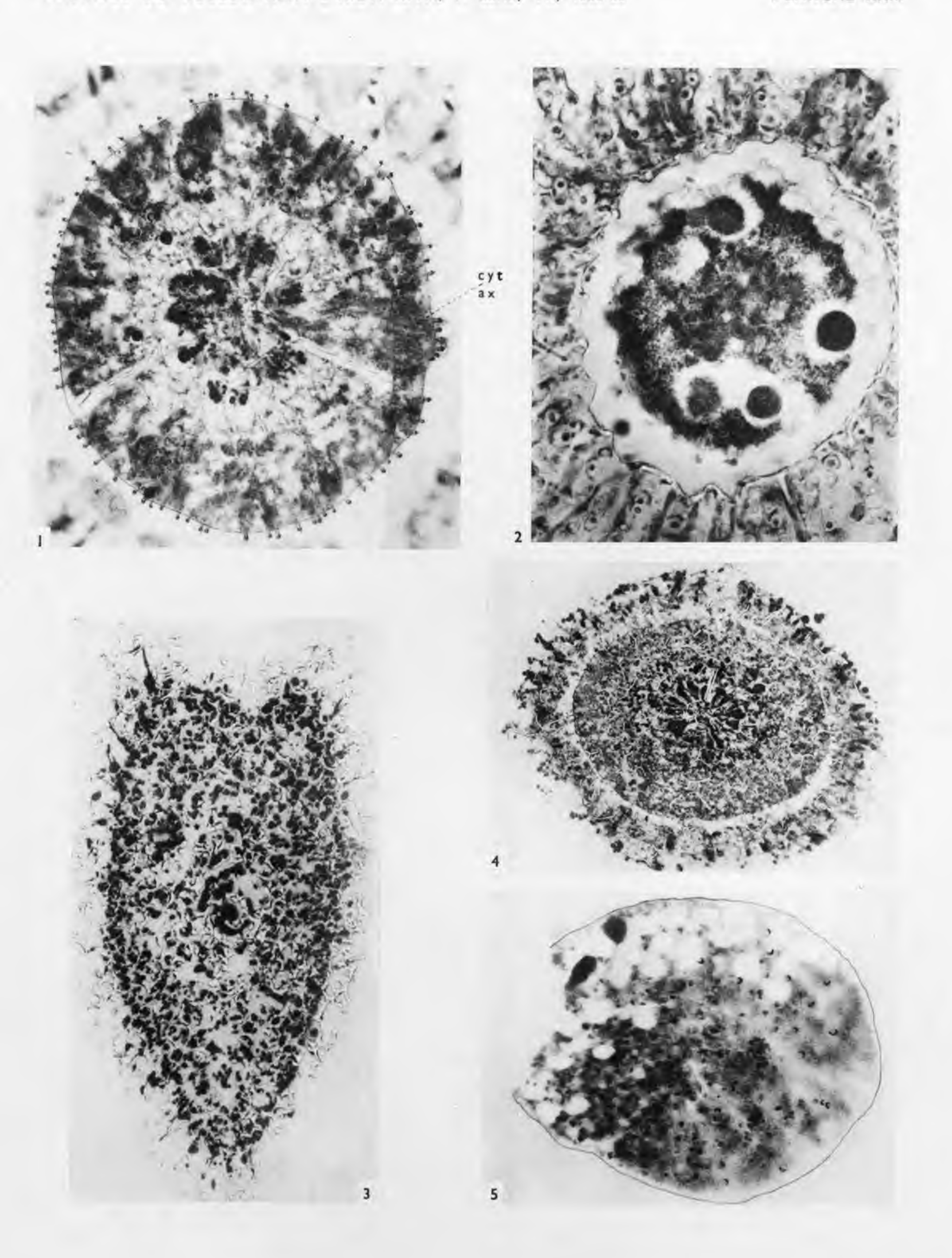

cyt
ax
1
2
3
4
5

PLANCHE XXIV

FIG. 1. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
Enclaves endoplasmatiques, (a) axoplaste, (l) lipides, (v)vacuoles claires contre le bord desquelles s'observe une petite masse éosinophile irrégulière.

FIG. 2. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Individu phagocytant un Infusoire.

FIG. 3. *Tetrapyle* sp.
Coupe équatoriale montrant les relations du noyau et du squelette.

FIG. 4 et 5. *Excentrodiscus echinatus* nov. gen. nov. sp.
Coupe équatoriale de la capsule centrale. Le noyau massif, sans axoplaste, n'est jamais pénétré par le squelette. On remarquera, sur la fig. 5, la position très excentrique de la microsphère.

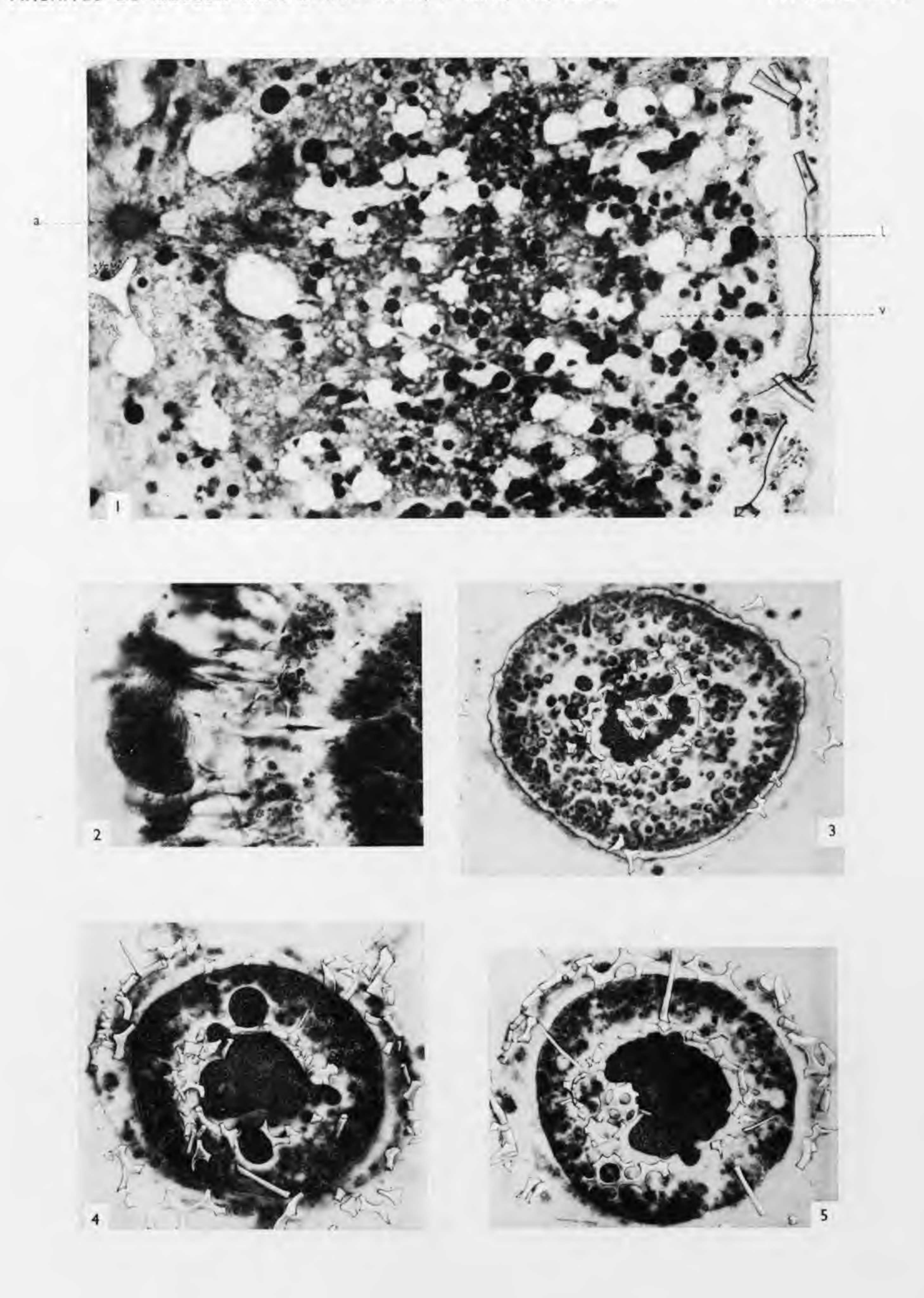

a
l
v
1
2
3
4
5

PLANCHE XXV

FIG. 1 et 2. *Spongodrymus elaphococcus* Hkl.

FIG. 3 et 4. *Diplospongus dendrophorus* MAST.
Vue d'ensemble et détail du squelette microsphérien.

FIG. 5. *Plegmosphaera coronata* nov. sp.

FIG. 6. *Plegmosphaera leptoplegma* Hkl.

FIG. 7. *Centrocubus mediterranensis* nov. sp.

FIG. 8 et 9. *Centrocubus mediterranensis* nov. sp.
Aspects du noyau dans un trophozoïte âgé.

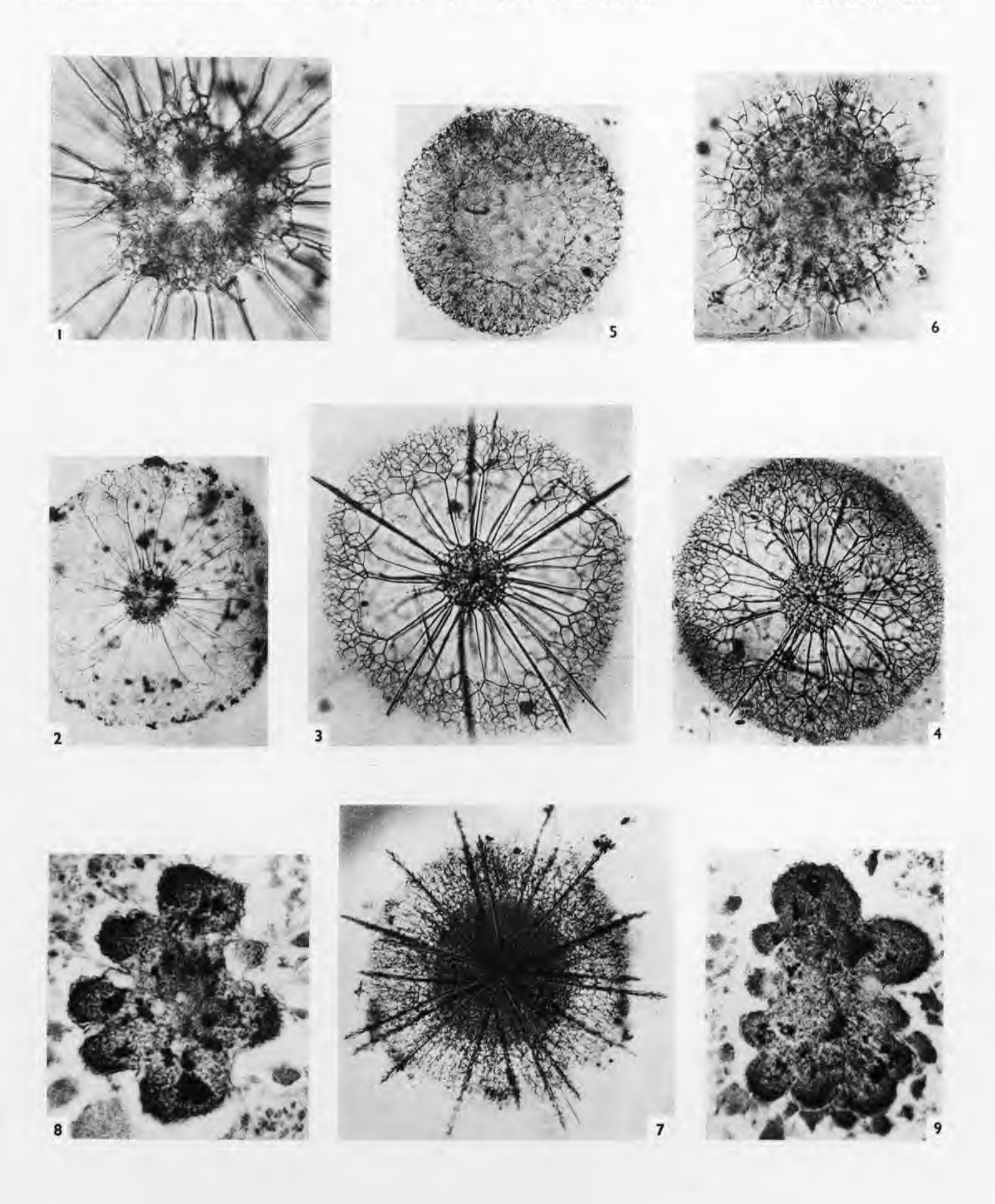

1
5
6
2
3
4
8
7
9

PLANCHE XXVI

Fig. 1. *Cladococcus* sp.
Noyau au stade présporogénétique. Médulla réduite à de gros chromosomes sidérophiles rayonnant à partir du centre. Nucléoles éosinophiles. Membrane très épaisse avec insertion des colonnettes axopodiales.

Fig. 2. *Diplosphaera hexagonalis* Hkl.
Membrane nucléaire pourvue de papilles creuses sur lesquelles s'insèrent les colonnettes axopodiales (diamètre du noyau : 55 μ). Remarquer les fibrilles qui au travers des papilles s'engagent dans le noyau.

Fig. 3. *Centrocubus ruber* nov. sp.
Portion de la capsule centrale montrant fusules, colonnettes axopodiales et axopodes.

Fig. 4. *Spongosphaera polyacantha* Hkl.
Membrane capsulaire, grains pigmentaires et axopodes après fixation.

Fig. 5. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Granules pigmentaires observés sur le vivant.

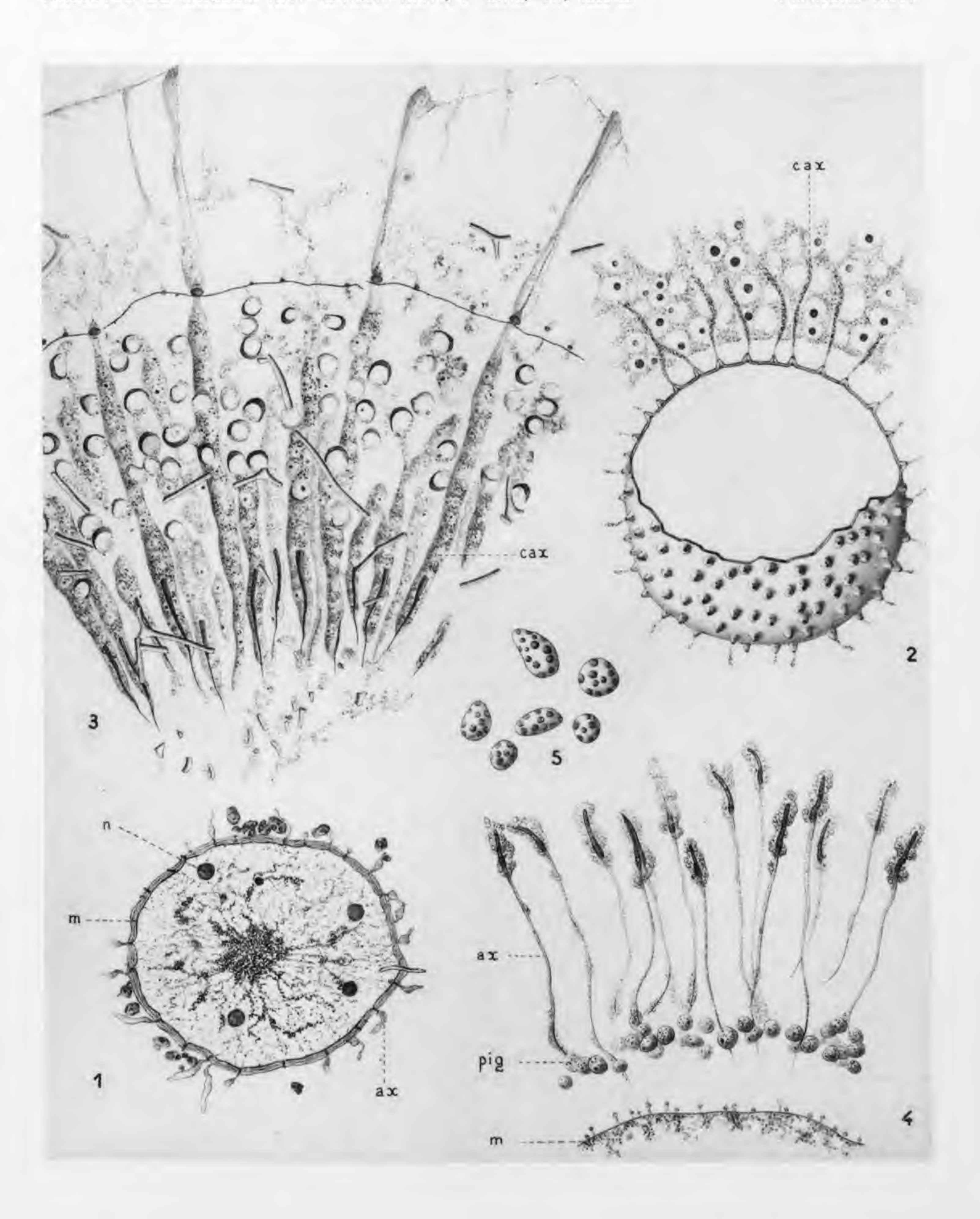

cax
cax
2
3
5
n
m
ax
1
ax
pig
4
m

PLANCHE XXVII

Fig. 1. *Thalassicolla nucleata* Huxley.

Schématisation d'un noyau primaire. La masse nucléaire est faite de fins filaments chromonématiques peu colorables au milieu desquels se pelotonnent un certain nombre de chromosomes nucléoliens (chr. n). Ceux-ci ont une matrice hypertrophiée, riche en pyrénine et revêtue de grains basophiles. Dans le cortex nucléaire, se voient, en coupe transversale, quelques rubans nucléolaires (n) plus gros et plus fortement éosinophiles. Nombreuses petites sphérules nucléoliennes (Sp n) à cortex cyanophile, disséminées à la périphérie du noyau ou logées dans les papilles que forme la membrane nucléaire.

Fig. 2. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.

Représentation schématique d'un noyau primaire. Membrane donnant insertion à de nombreuses colonnettes axopodiales (cax). Zone corticale claire avec filaments chromonématiques peu serrés. Zone médullaire à chromosomes tassés, sidérophiles. Parmi ces derniers, certains se présentent sous l'aspect de tubes larges, à paroi externe tapissée par place, de grains basophiles. Dans l'axe du tube s'observe un filament chromonématique (chr) ténu. Les chromosomes tubuleux ne paraissent pas polarisés car la coupe n'est pas équatoriale et n'intéresse pas le centrosome. Dans le cortex nucléaire, s'observent deux nucléoles en voie d'individualisation (n) : l'organisateur chromonématique est bien visible.

Fig. 3 et suivantes. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.

Divers aspects des nucléoles observés après fixation au Bouin et coloration au liquide de Mann.

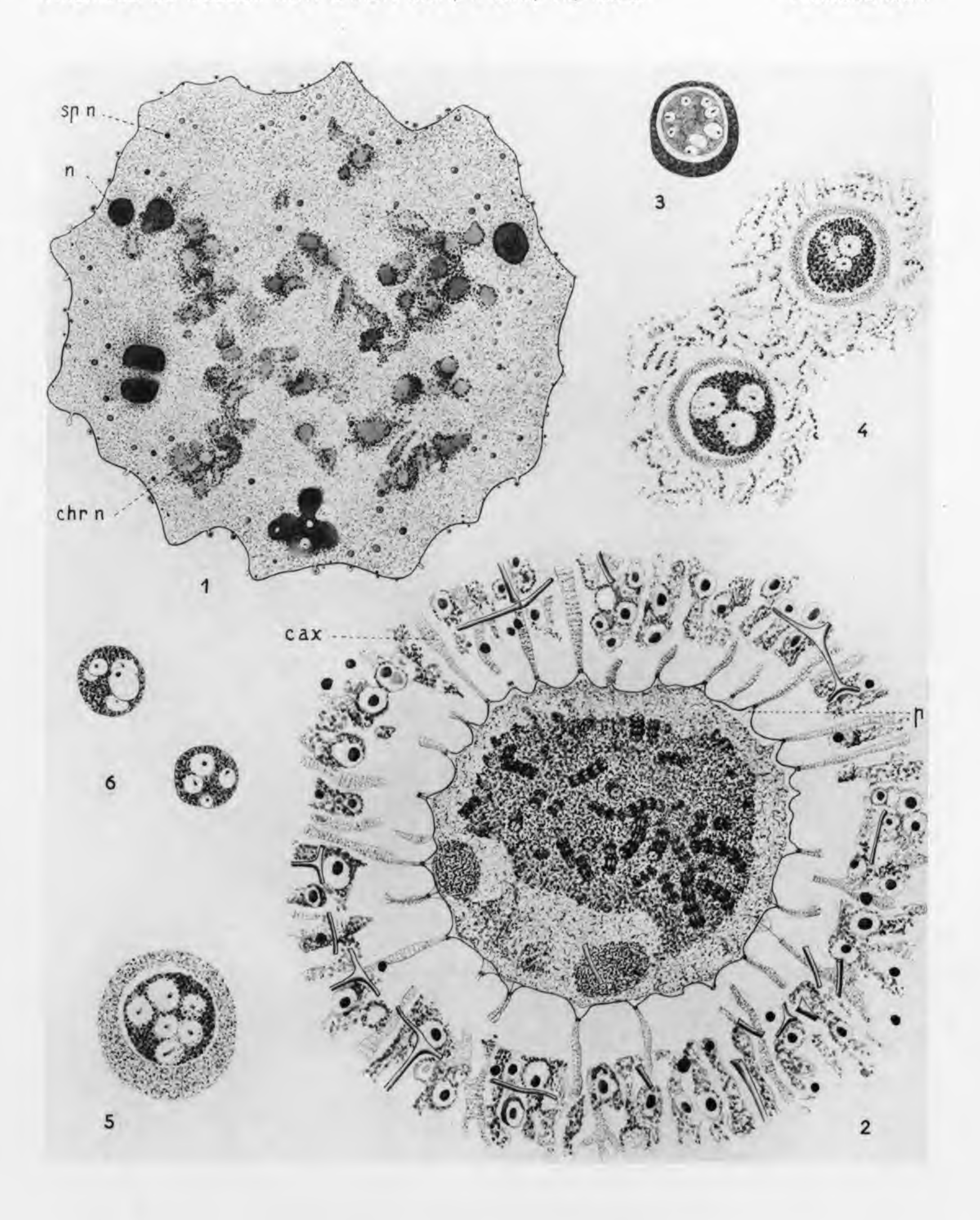

sp n
n
chr n
1
3
4
cax
p
6
5
2

PLANCHE XXVIII

FIG. 1 et 2. *Thalassophysa sanguinolenta* Hkl.
Fragments de lobes nucléoliens.

FIG. 3. *Thalassolampe margarodes* Hkl.
Structure des portions hétérochromatiques des chromosomes. Le peloton fait de chromosomes hypertrophiés est à l'origine d'un nucléole.

FIG. 4. *Thalassophysa* sp.
Aspect, sur coupes, des sphérules à concrétion.
Au centre de la sphérule, concrétion avec stries d'accroissement ; à la périphérie, substance osmiophile granuleuse séparée, lors de la fixation, de la paroi de la vésicule. — Hirschler. Imprégnation osmique.

FIG. 5. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.
Schématisation du noyau reproduit en photographie pl. XII, fig. 3.

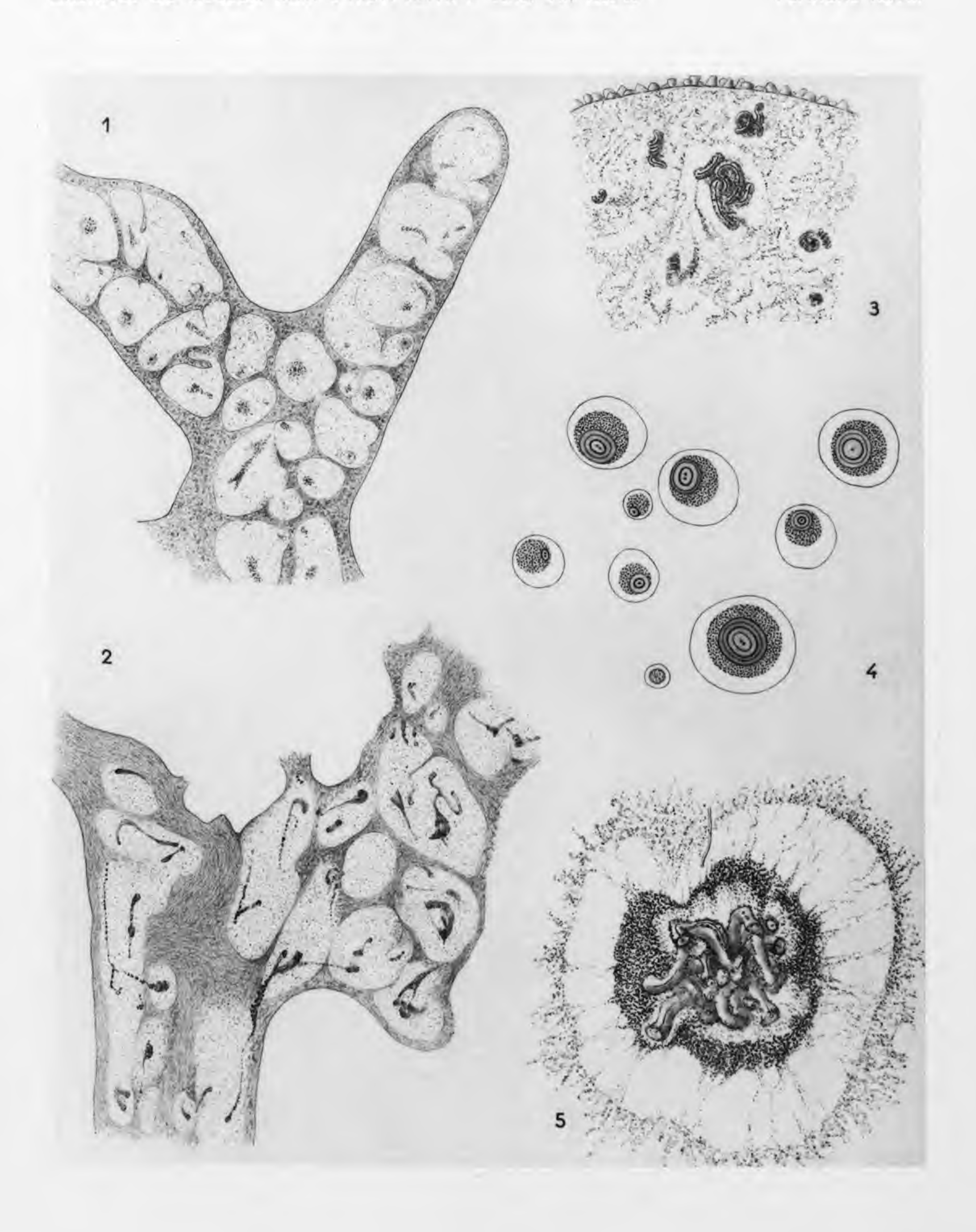

1
2
3
4
5

PLANCHE XXIX

FIG. 1. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.

Capsule centrale (240 μ) avec colonnettes axopodiales périnucléaires hypertrophiées en forme de lobes. Noyau à chromosomes tubuleux médullaires élaborant un nucléole (comparer avec la fig. 2 de la pl. XII). Bouin Mann.

FIG. 2. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.

Individu jeune. Type d'Anaxoplastidié. Noyau central, entouré d'une grosse vacuole et relié à l'endoplasme par les filaments axopodiques qui prennent appui sur sa membrane. Endoplasme contenant de nombreuses vacuoles albuminoïdes (v) pourvues d'une enclave éosinophile. Membrane capsulaire ténue à petites fusules (diamètre cc : 215 μ). Nombreuses sphérules « phaeodiales » (ph) et restes alimentaires dans la région ectoplasmique. Remarquer les fragments du squelette dissocié par la coupe. Bouin Mann.

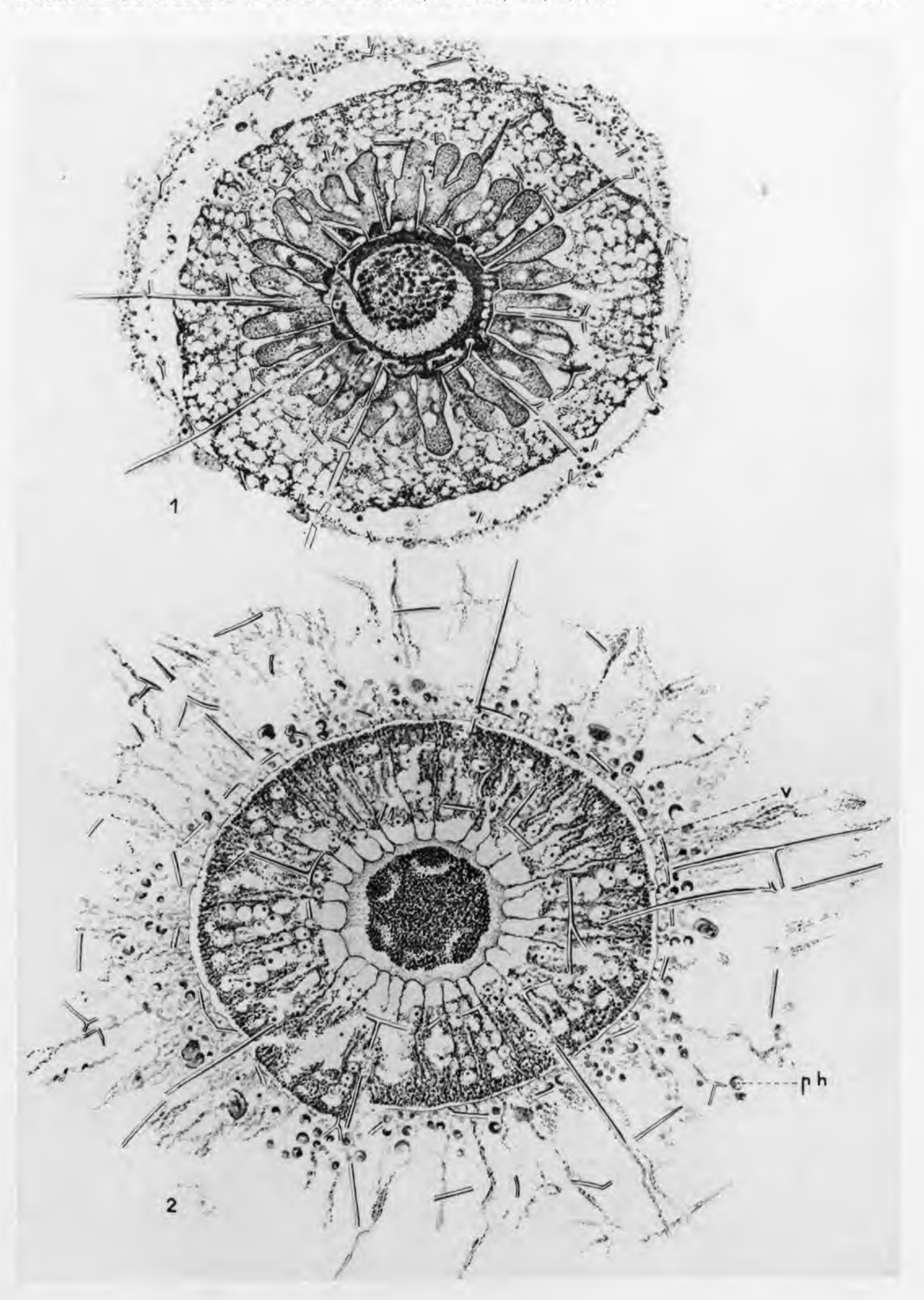

1
2
v
ph

PLANCHE XXX

Fig. 1. *Lychnosphaera regina* Hkl.
Capsule centrale en coupe équatoriale; Bouin Mann.

Fig. 2. *Rhizoplegma radicatum* Hkl.
a. colonnette axopodiale; f. fusules; l. gouttelettes lipidiques; n. nucléoles osmiophiles; pig. granules pigmentaires (acide osmique, fuchsine d'Altmann).

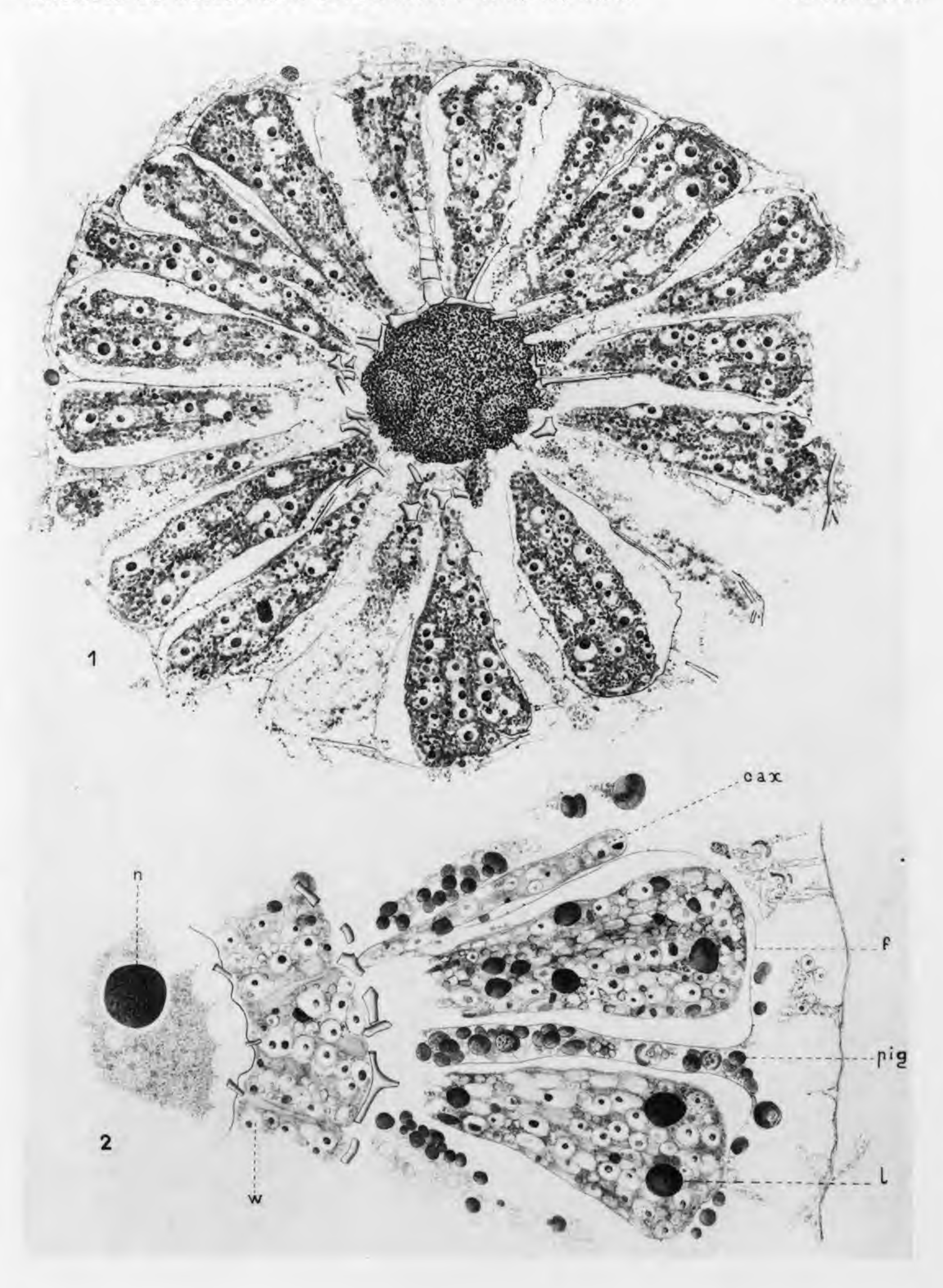

1
2
n
cax
f
pig
l
w

PLANCHE XXXI

FIG. 1. *Cenosphaera reticulata* Hkl.
Trophozoïte dont la coque est en voie de formation. Noyau, axoplaste, système axoflagellaire et axopodes sont particulièrement bien visibles. Diamètre de la capsule centrale : 100 μ.

FIG. 2. *Cenosphaera reticulata* Hkl.
Vue superficielle de la calotte nucléaire montrant les orifices par lesquels s'échappent les filaments axopodiques (× 1000).

FIG. 3. *Cenosphaera reticulata* Hkl.
Noyau ($d = 50$ μ) avec épaississements éosiphophiles corticaux, limitant des canalicules endonucléaires.

FIG. 4 et 5. *Cenosphaera reticulata* Hkl.
Axoplaste vu de profil et de face.

FIG. 6. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Capsule centrale montrant le groupement des fusules en un champ polaire, au pôle accuminé du Protiste, g : lipides corticaux imprégnés de carotène (absents au niveau du champ polaire) (diamètre de la capsule : 400 μ).

FIG. 7. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Aspect sur le vivant de l'endoplasme cortical : sphérules lipidiques (l) de taille variée et cristaux albominoïdes (c) dont la présence indique l'état présporogénétique du trophozoïte.

FIG. 8. *Stigmosphaera cruciata* nov. sp.
Complexe nucléo-axoplastique et fibrilles spiculaires.

FIG. 9 et 10. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Préspore et spore (5 μ de large pour 10 μ de long).

FIG. 11. *Eucoronis challengeri* Hkl.
(Nassellaire). Spore ($d = 3$ μ).

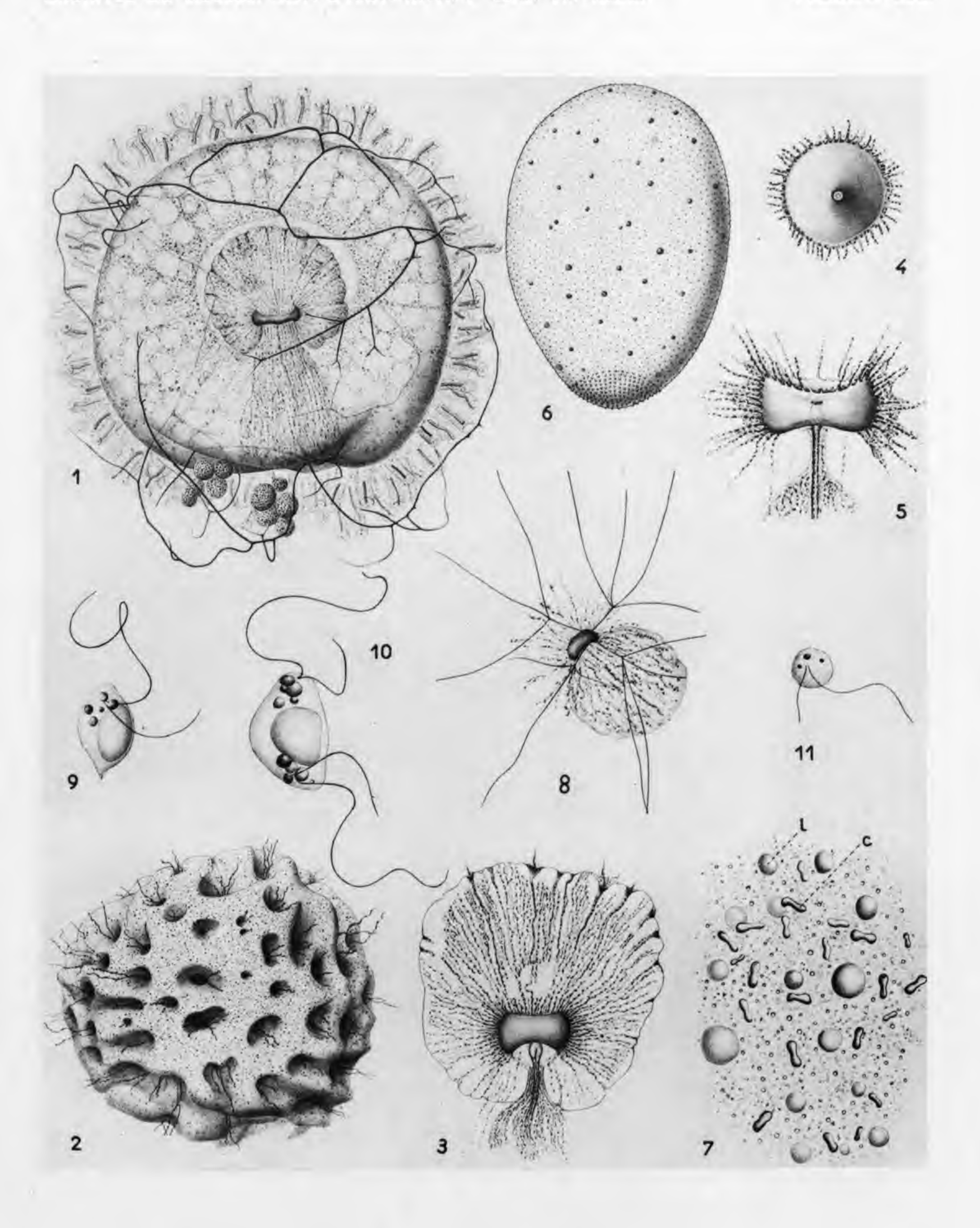

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
L
C

PLANCHE XXXII

FIG. 1. *Cenosphaera reticulata* Hkl.
Coupe équatoriale. Noyau, axoplaste et cytoplasme axoflagellaire (Cyt ax). Dans le cortex, sous capsulaire, les enclaves lipidiques ont été partiellement solubilisées. Bouin Mann. (Diamètre de la capsule : 150 μ).

FIG. 2. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Coupe équatoriale. Noyau, axoplaste et cytoplasme axoflagellaire (cyt ax). (Diamètre de la capsule : 400 μ). Bouin Mann.

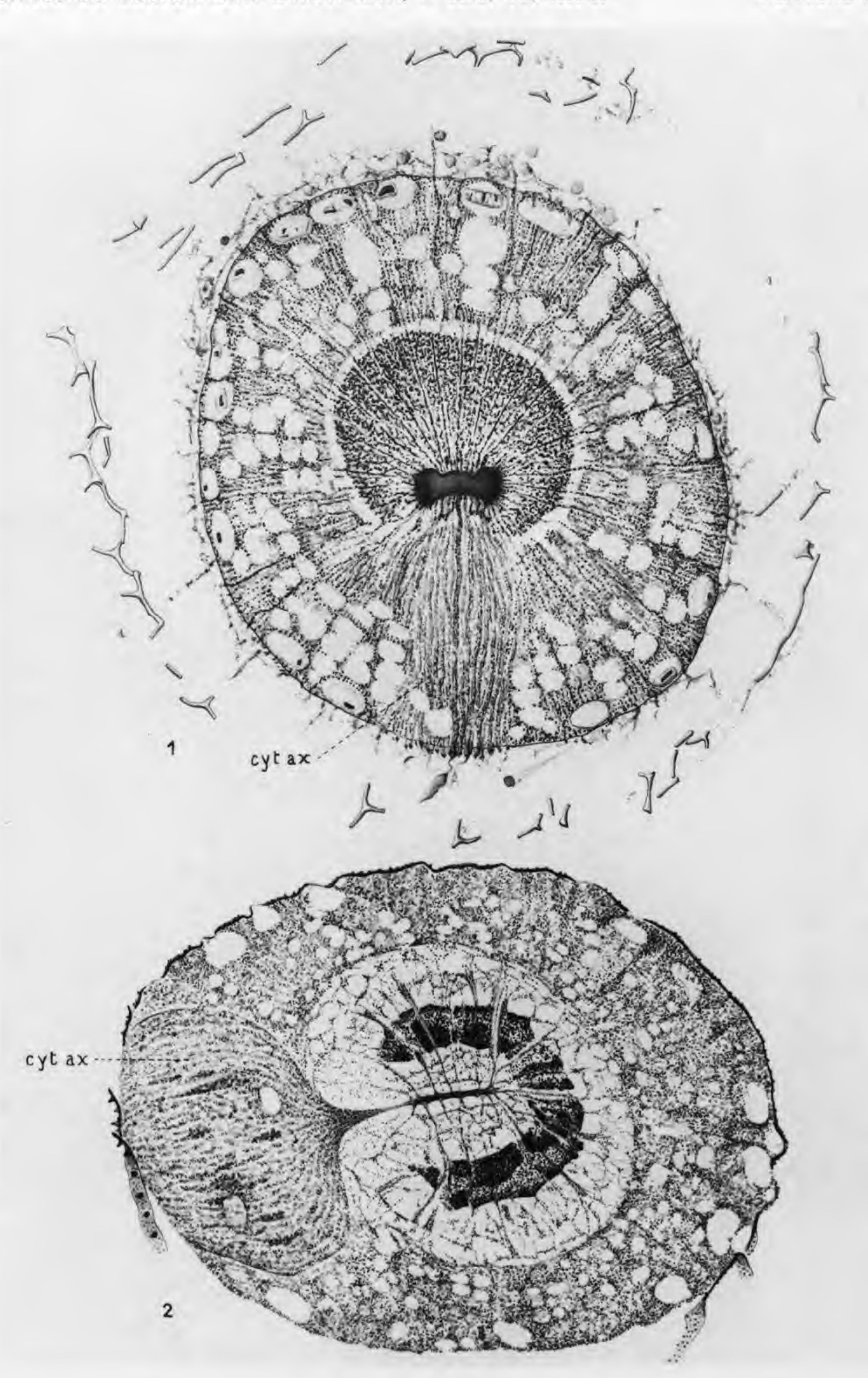

1
cyt ax
cyt ax
2

PLANCHE XXXIII

FIG 1 et 2. *Cenosphaera reticulata* Hkl.
Squelette et capsule centrale avec inclusions lipidiques (l) périphériques. Diamètre de la coque : 180 μ; diamètre de la capsule centrale : 160 μ.

FIG. 3. *Cenosphaera tenerrima* Hkl.
Squelette et capsule centrale. Diamètre de la coque : 600 μ.

FIG. 4. *Hexacontium drymodes* Hkl.
Coupe équatoriale mais n'intéressant pas le cytoplasme axoflagellaire. Cristaux éosinophiles (c) dispersés dans l'endoplasme. Bouin Mann.

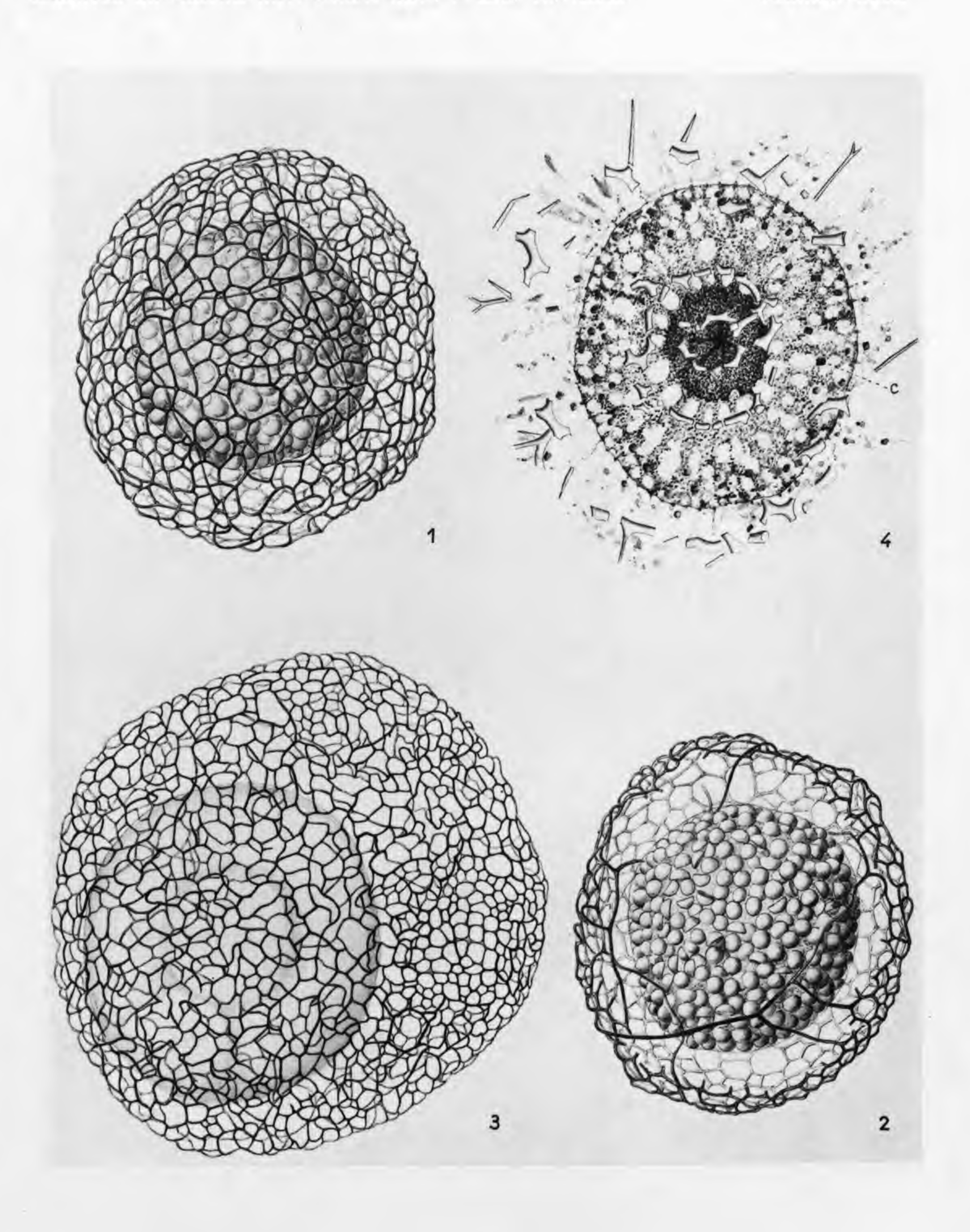

c
1
4
3
2

PLANCHE XXXIV

FIG. 1. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
Coupe équatoriale de la capsule. Axopodes rayonnant autour de l'axoplaste intranucléaire. Aspect du corps extracapsulaire après fixation. Bouin Mann.

FIG. 2. *Actinosphaera capillaceum* (Hkl) nov. gen.
Membrane capsulaire et ses fusules (cc : 150 μ).

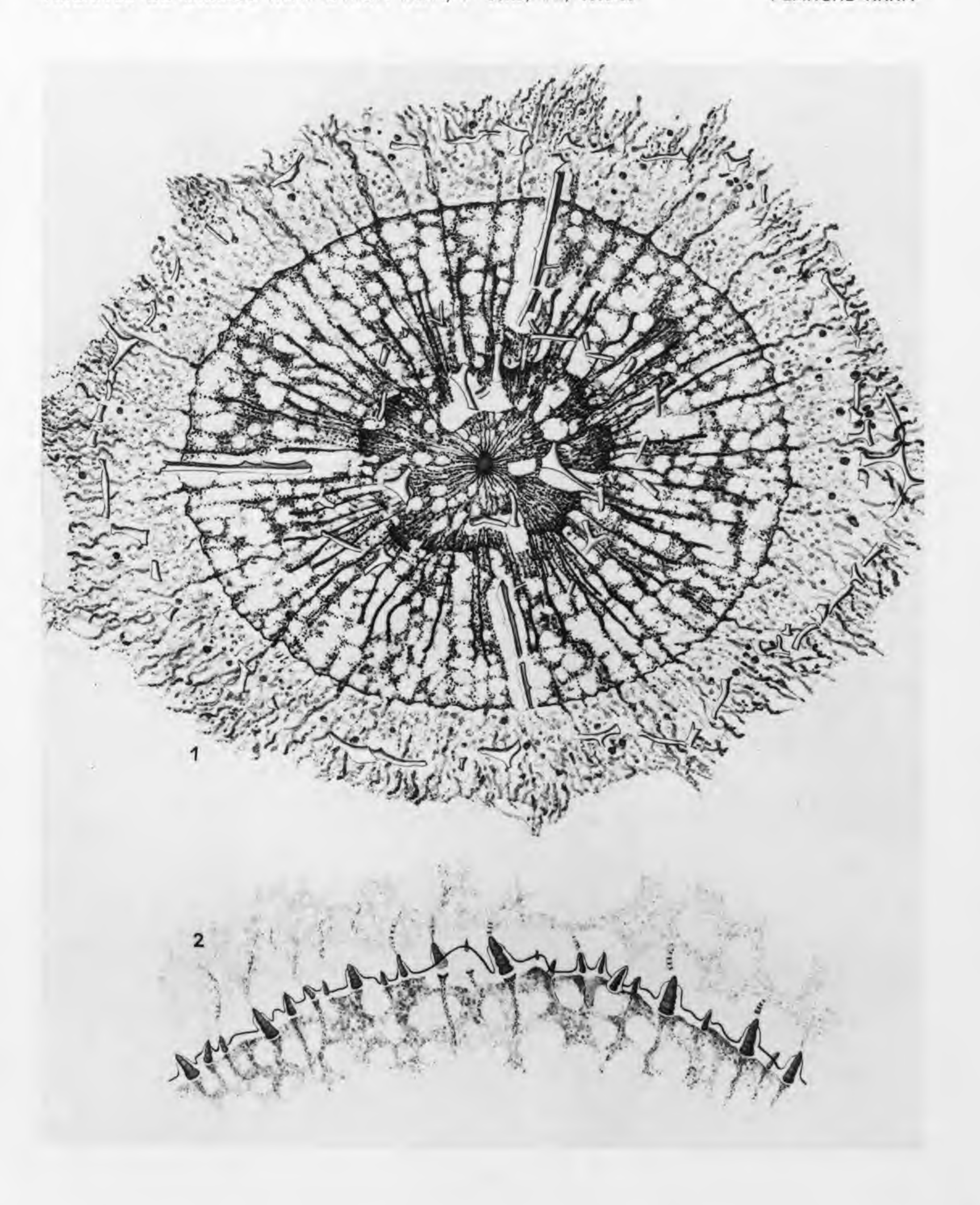

1
2

PLANCHE XXXV

FIG. 1-2-3. *Cristallosphaera cristalloïdes* POPOFSKY.

Fig. 1. Individu observé sur le vif et montrant le développement considérable de la gelée qui entoure la capsule centrale; cette dernière, lobée, est entourée de « calcastrelles ». *Fig.* 2. Le même individu vu en coupe équatoriale, remarquer la coque siliceuse interne. *Fig.* 3. Calcastrelles fortement grossies.

FIG. 4. *Hexacontium* sp.

Coupe équatoriale. Axoplaste intranucléaire. Cytoplasme axoflagellaire (cyt ax). Dans le cortex endoplasmatique présence d'inclusions (c) (lipidiques?) assez semblables à celles de *Cenosphaera reticulata*.

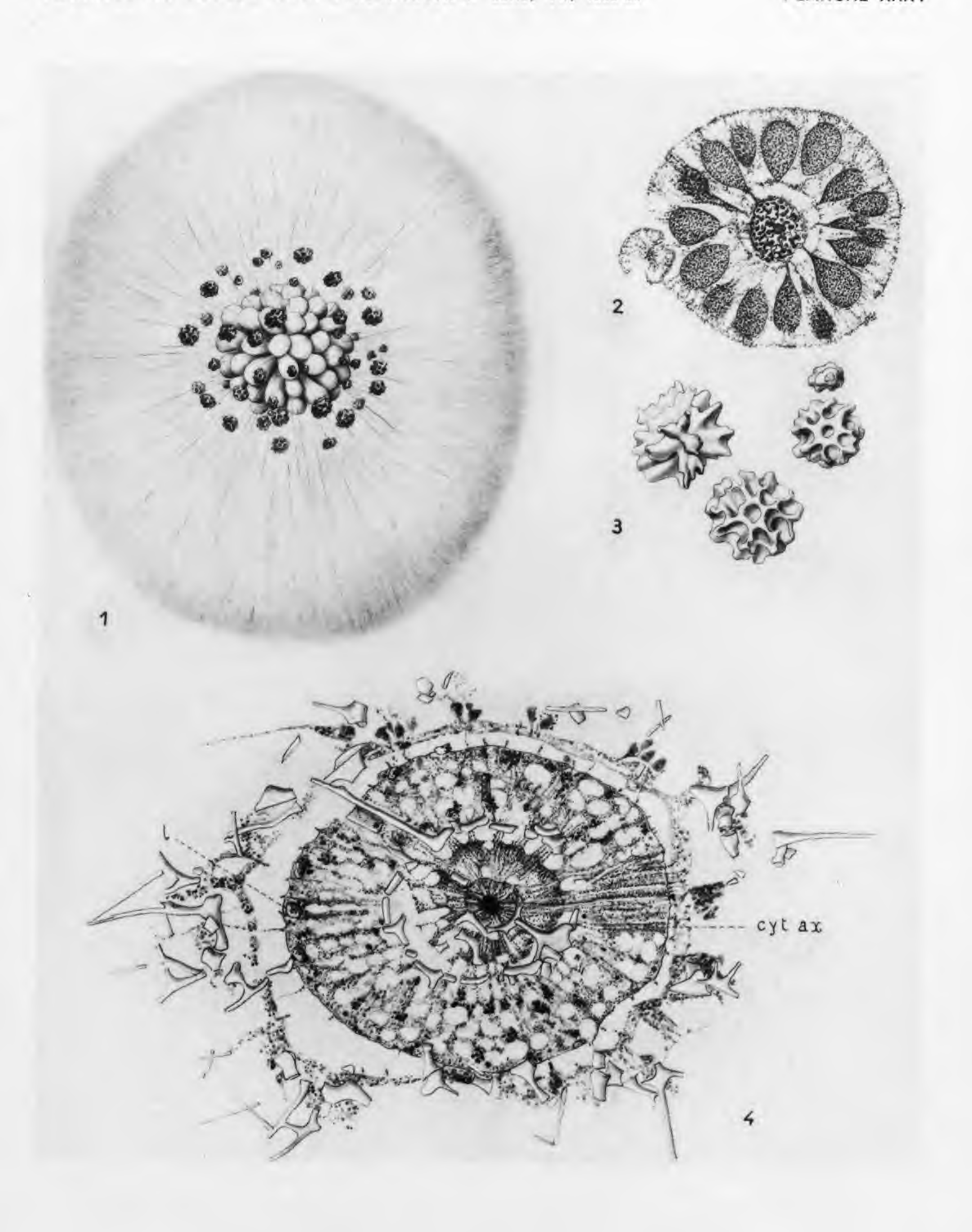

1
2
3
4
cyt ax

PLANCHE XXXVI

Fig. 1. *Eucyrtidium* sp.
cc : capsule centrale; f : fusules, N : noyau.

Fig. 2. *Litharachnium tentorium* Hkl.
Détail de l'axoplaste et des faisceaux axopodiques (× 1 200).

Fig. 3. *Litharachnium tentorium* Hkl.
a : axoplaste; ax : axopodes; sq : coque; f : fusules (× 800).

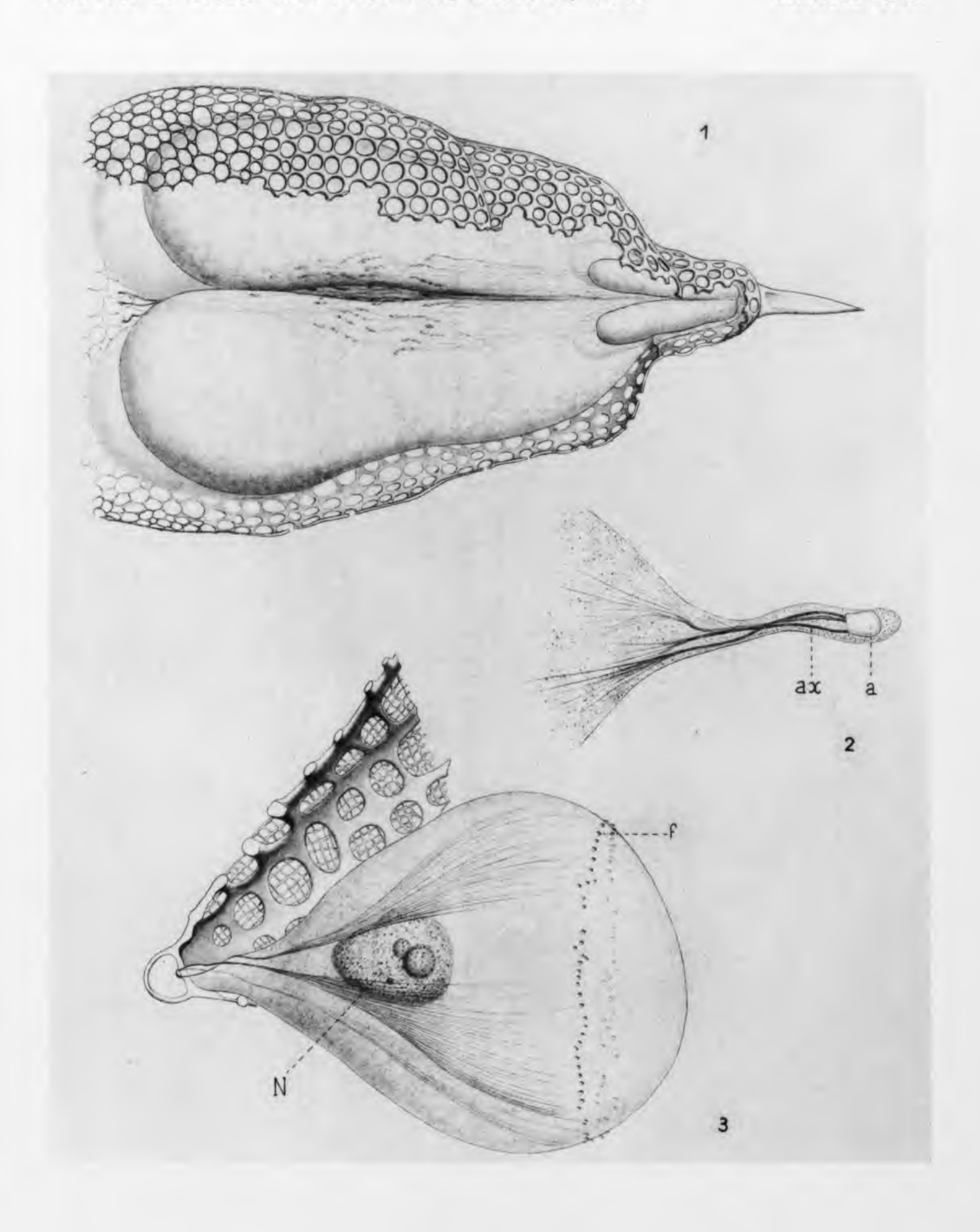

1
ax
a
2
f
N
3

PLANCHE XXXVII

FIG. 1. *Cystidium spiculosum* nov. sp.

Coupe équatoriale d'une capsule de 80 μ de long, montrant le champ des fusules (ch f), l'axoplaste (a), le noyau (N), et une gouttelette lipidique (l) apicale. La membrane capsulaire s'est partiellement décollée sous l'influence des fixateurs. Bouin Mann.

FIG. 2. *Cystidium spiculosum* nov. sp.

Trophozoïte observé sur le vivant. La gelée péricapsulaire est très abondante et contient pour tout élément siliceux un simple spicule apical (Sq). Contre le champ des fusules on notera la présence d'un abondant ectoplasme alvéolaire.

FIG. 3. *Bathysphaera pelagica* nov. gen. nov. sp.

Capsule centrale vue *in toto*. Noyau (N) et sphérules lipidiques (l) corticales. Membrane capsulaire découpée en champs polygonaux irréguliers.

FIG. 4. *Bathysphaera pelagica* nov. gen. nov. sp.

Capsule représentée en coupe. On remarquera surtout la situation périphérique du noyau et l'extrême ténuité du film cytoplasmique tapissant la membrane capsulaire.

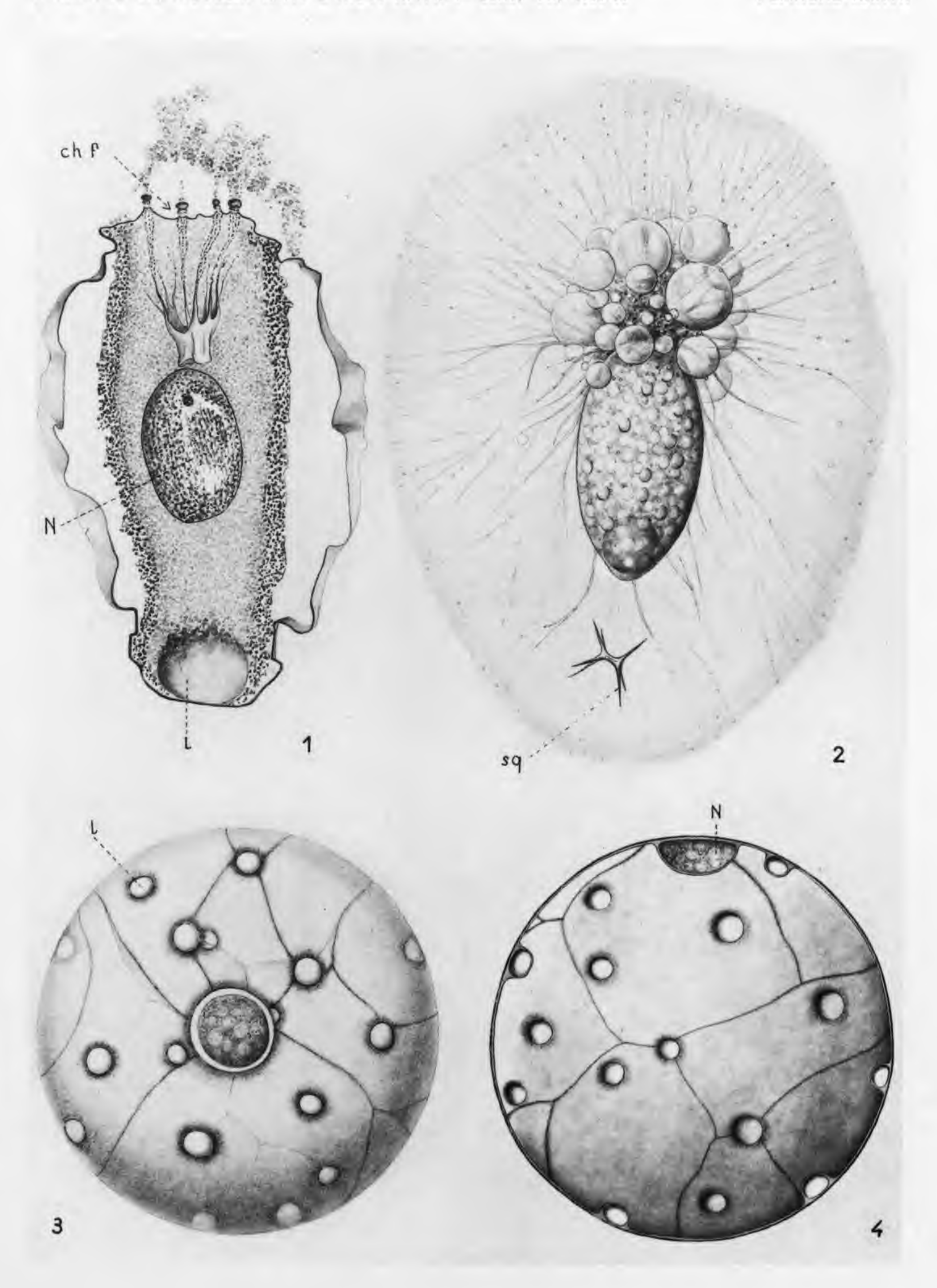

ch f
N
l
1
sq
2
l
3
N
4

PLANCHE XXXVIII

FIG. 1 à 4. *Plegmosphaera coronata* nov. sp.
Divers stades de la colonisation de l'endoplasme par les noyaux secondaires en division (fig. 1 : × 1 000; fig. 2 : × 1 500; fig. 3 et 4 : × 2 000).

FIG. 5. *Centrocubus mediterranensis* nov. sp.
Noyau disséqué : la membrane nucléaire, hérissée de petites papilles, a subi un développement considérable par rapport à la masse chromatique sous-jacente et n'adhère plus à cette dernière. Lobulations nucléaires dues à la présence du squelette microsphérien (Sq).

FIG. 6. *Thalassoxanthium spumidum* nov. sp.
Membrane nucléaire montrant les nombreux replis qui en accroissent la surface (× 2 000).

FIG. 7. *Thalassolampe margarodes* Hkl.
Coupe schématisée d'un nucléole (× 2 000) Bouin Mann.

FIG. 8. *Thalassolampe margarodes* Hkl.
Nucléole en voie de formation (× 2 000) Bouin Mann.

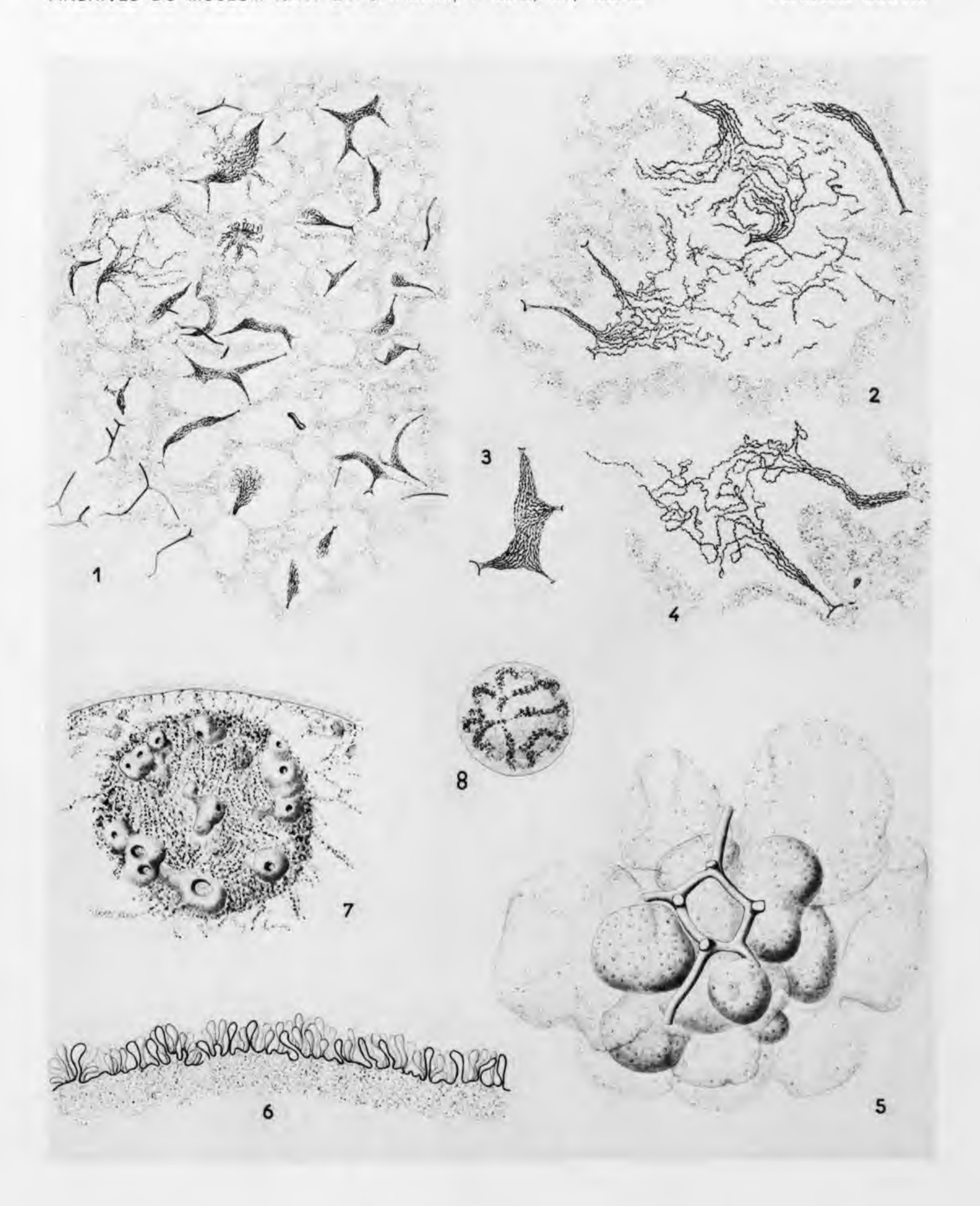

1
2
3
4
5
6
7
8

PLANCHE XXXIX

Fig. 1. *Heliaster hexagonium* (Hkl) nov. gen.
Squelette microsphérien anormal.

Fig. 2. *Heliaster hexagonium* (Hkl) nov. gen.
Schéma construit avec les éléments de la figure précédente et rétablissant la structure normale du squelette microsphérien (× 750).

Fig. 3-4 et 5. *Heliaster hexagonium* (Hkl) nov. gen.
Différents aspects de la microsphère et rapports de cette dernière avec l'axoplaste (a) (× 750).

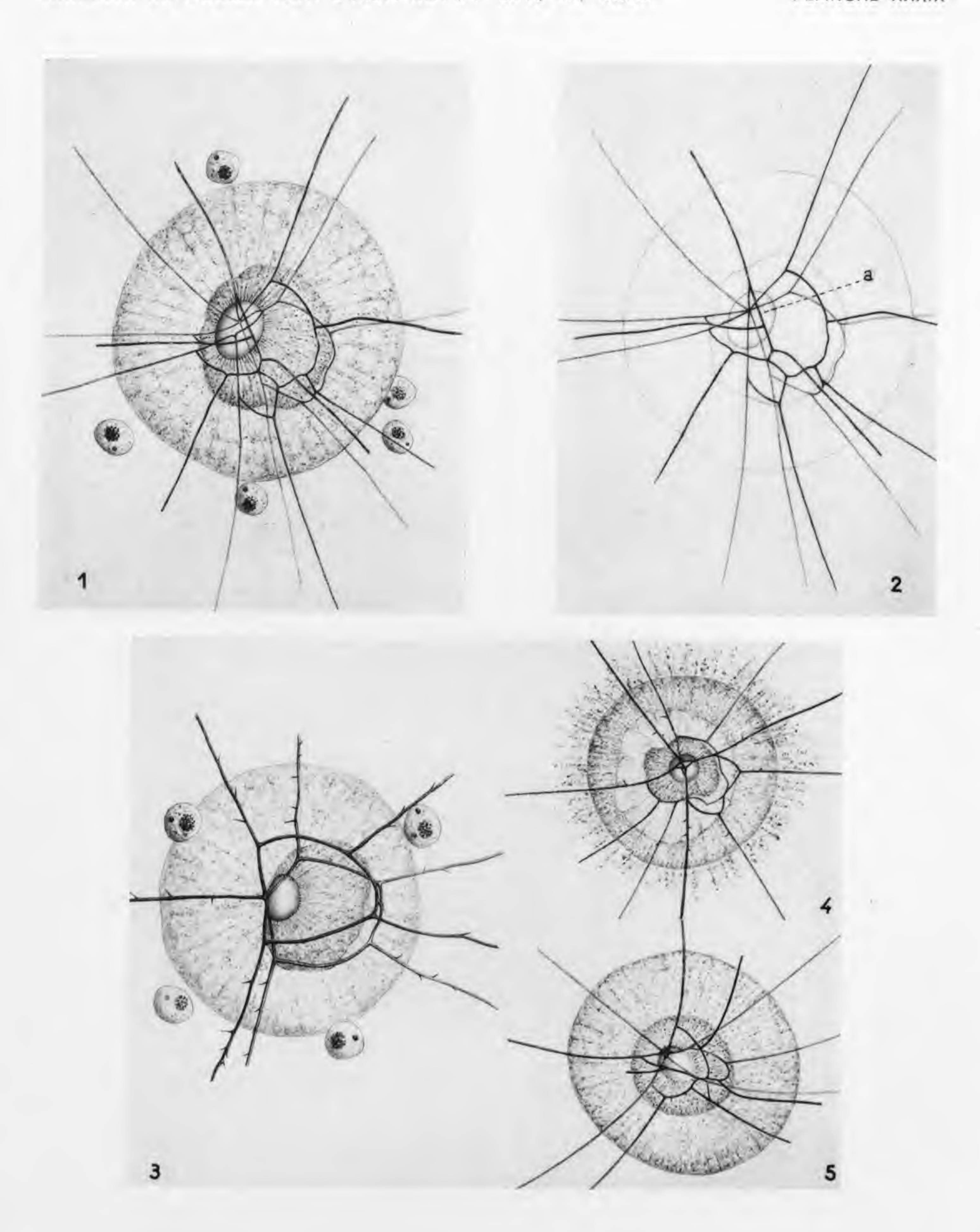

a
1
2
3
4
5

PLANCHE XL

FIG. 1. *Stigmosphaera horrida* nov. gen. nov. sp.
Coque d'un trophozoïte adulte (diamètre : 200 μ).

FIG. 2. *Tetrapetalon elegans* nov. gen. nov. sp.
Individu jeune à six baguettes spiculaires grêles. Coque corticale (diamètre : 190 μ) encore inachevée.

FIG. 3-4. *Tetrapetalon elegans* nov. gen. nov. sp.
Coupes schématiques de deux individus adultes présentant l'un neuf, l'autre dix spicules.

FIG. 5. *Spongoplegma radians* nov. sp.
Diamètre de la coque spongieuse : 200 μ.

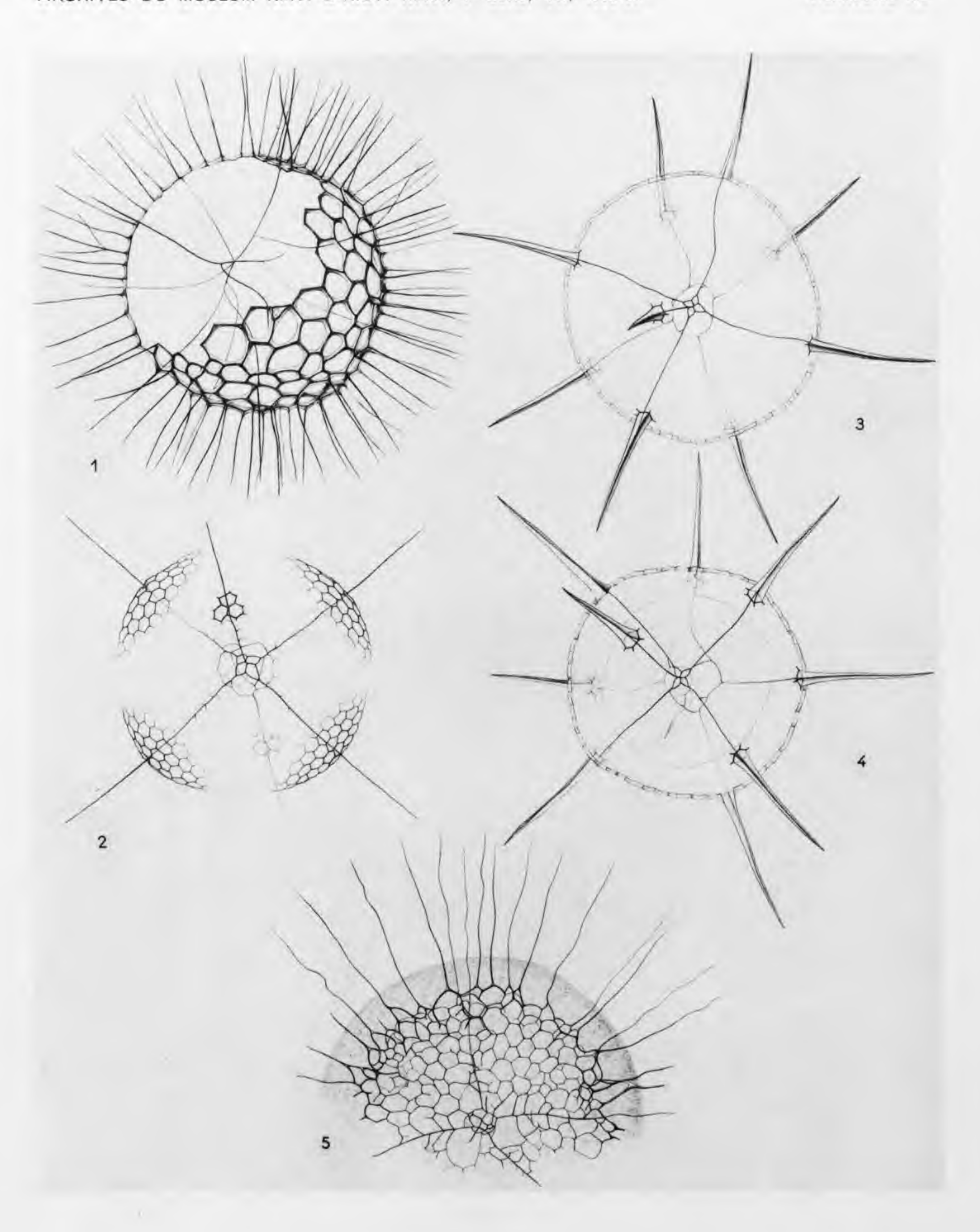

1
2
3
4
5

PLANCHE XLI

FIG. 1 et 2. *Heliaster hexagonium* (Hkl) nov. gen.
Diamètre de la coque : 230 μ. x : Xanthelles; a : axoplaste; N : noyau.

FIG. 3. *Tetrapetalon elegans* nov. gen. nov. sp.
Détails de la coque.

FIG. 4. *Tetrapetalon elegans* nov. gen. nov. sp.

FIG. 5. *Haeckeliella macrodoras* (Hkl) nov. gen.
Vue superficielle d'une portion de l'animalcule montrant la gelée (g) séparant les divers lobes de la capsule centrale (cc).

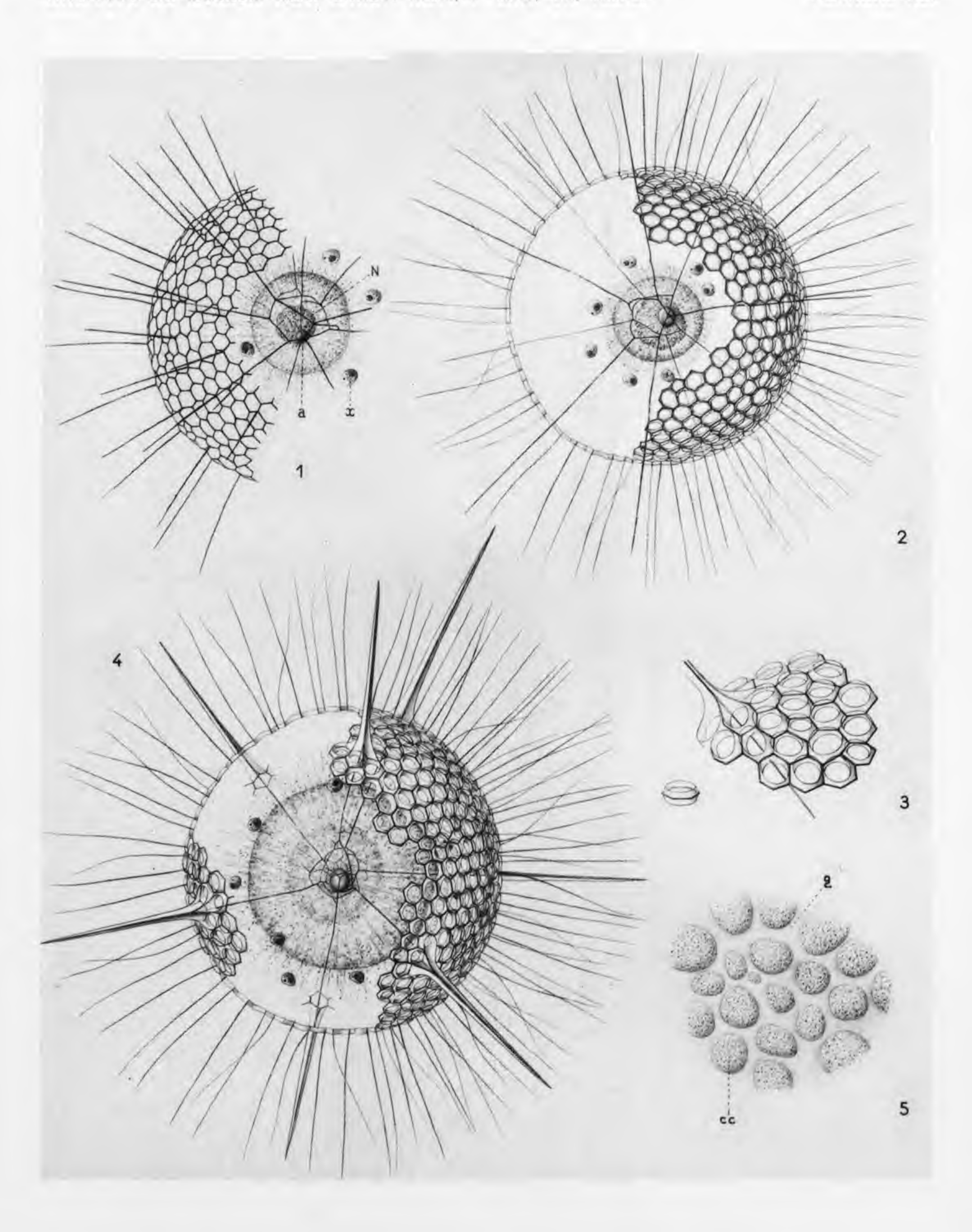

N
a
x
1
2
4
3
2
cc
5

PLANCHE XLII

FIG. 1-2-4 et 5. *Hexastylus horridus* nov. sp.
Les schémas de gauche montrent plus clairement les baguettes grêles par lesquelles se prolongent, jusqu'au centre de l'individu, les spicules radiaires. (Diamètre de la coque : 90 μ).

FIG. 3. *Arachnosphaera oligacantha* Hkl.
Squelette. Macrosphère (diamètre 85 μ) avec fibrilles internes (fb) isolées. Spicules atteignant 230 μ.

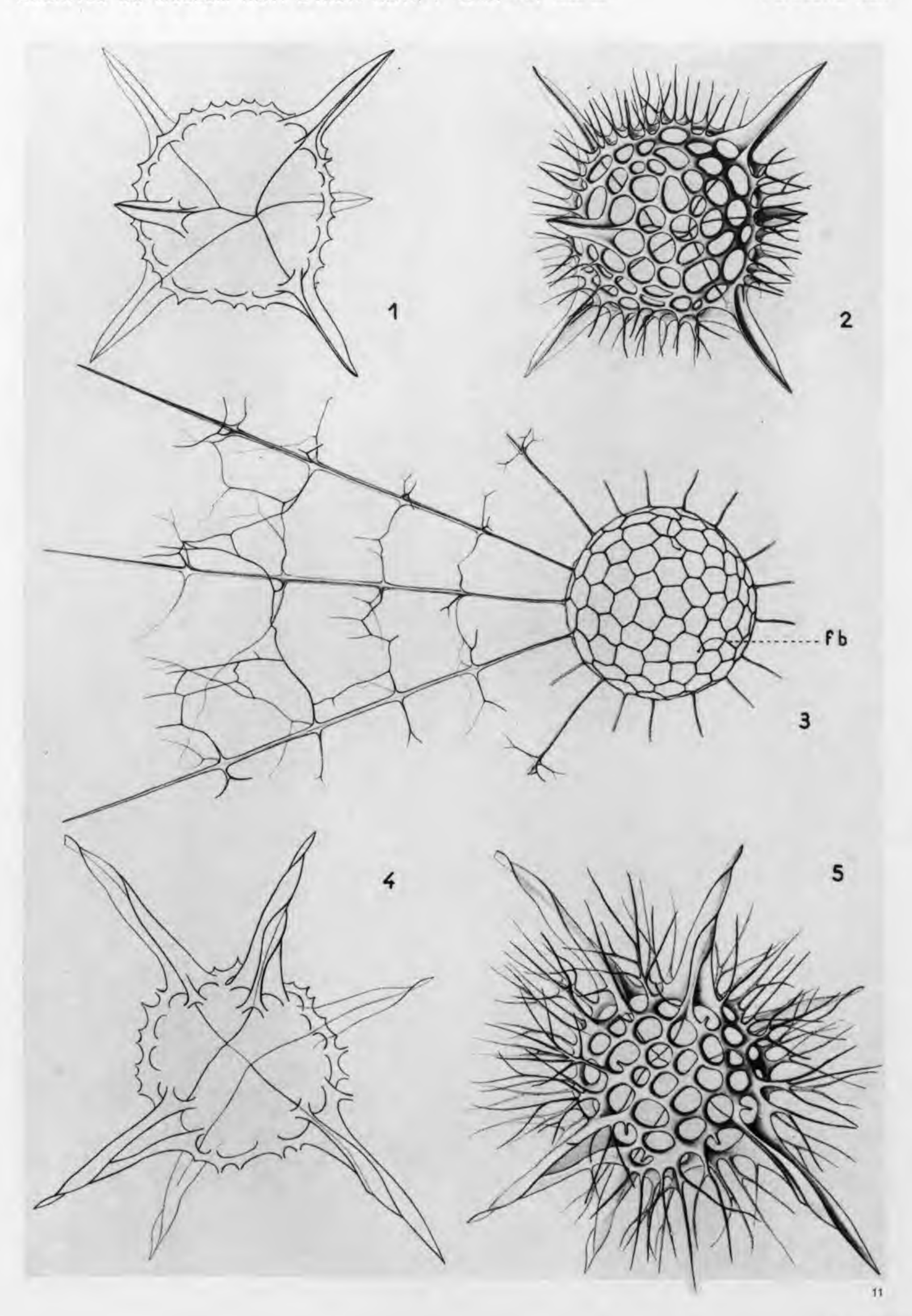

1
2
fb
3
4
5

PLANCHE XLIII

FIG. 1. *Excentroconcha minor* MAST.
Forme jeune encore dépourvue de coque corticale (diamètre de la capsule centrale : 85 μ).

FIG. 2. *Stigmosphaerusa horrida* nov. gen. nov. sp.
Squelette d'un individu jeune.

FIG. 3. *Arachnostylus tregouboffi* nov. gen. nov. sp.
Diamètre de la coque corticale : 150 μ.

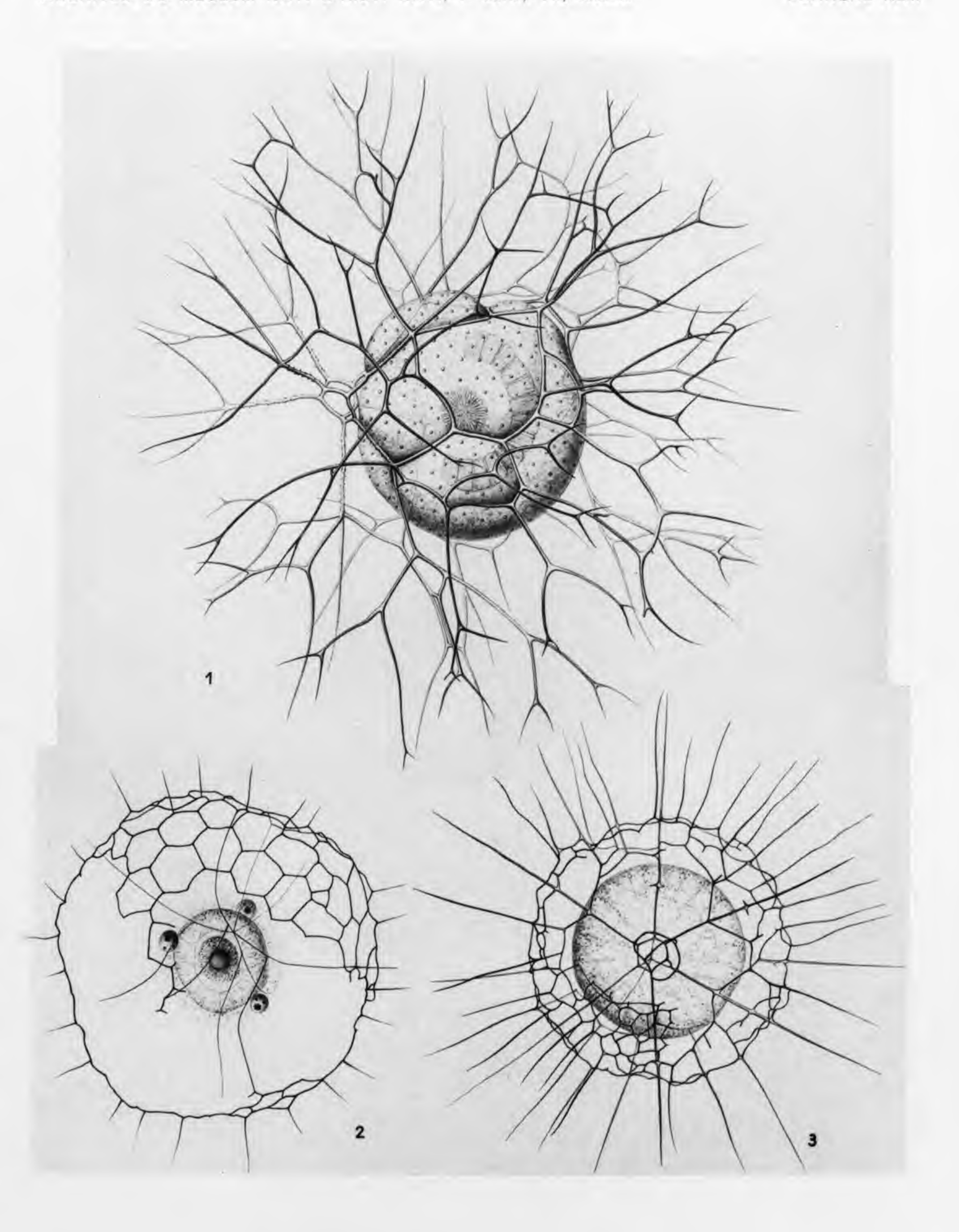

1
2
3

PLANCHE XLIV

Excentroconcha minor MAST.

Forme adulte pourvue d'une coque corticale (240 μ). On notera les déformations que subit la capsule centrale sous l'effet de la pression que lui impriment les baguettes spiculaires.

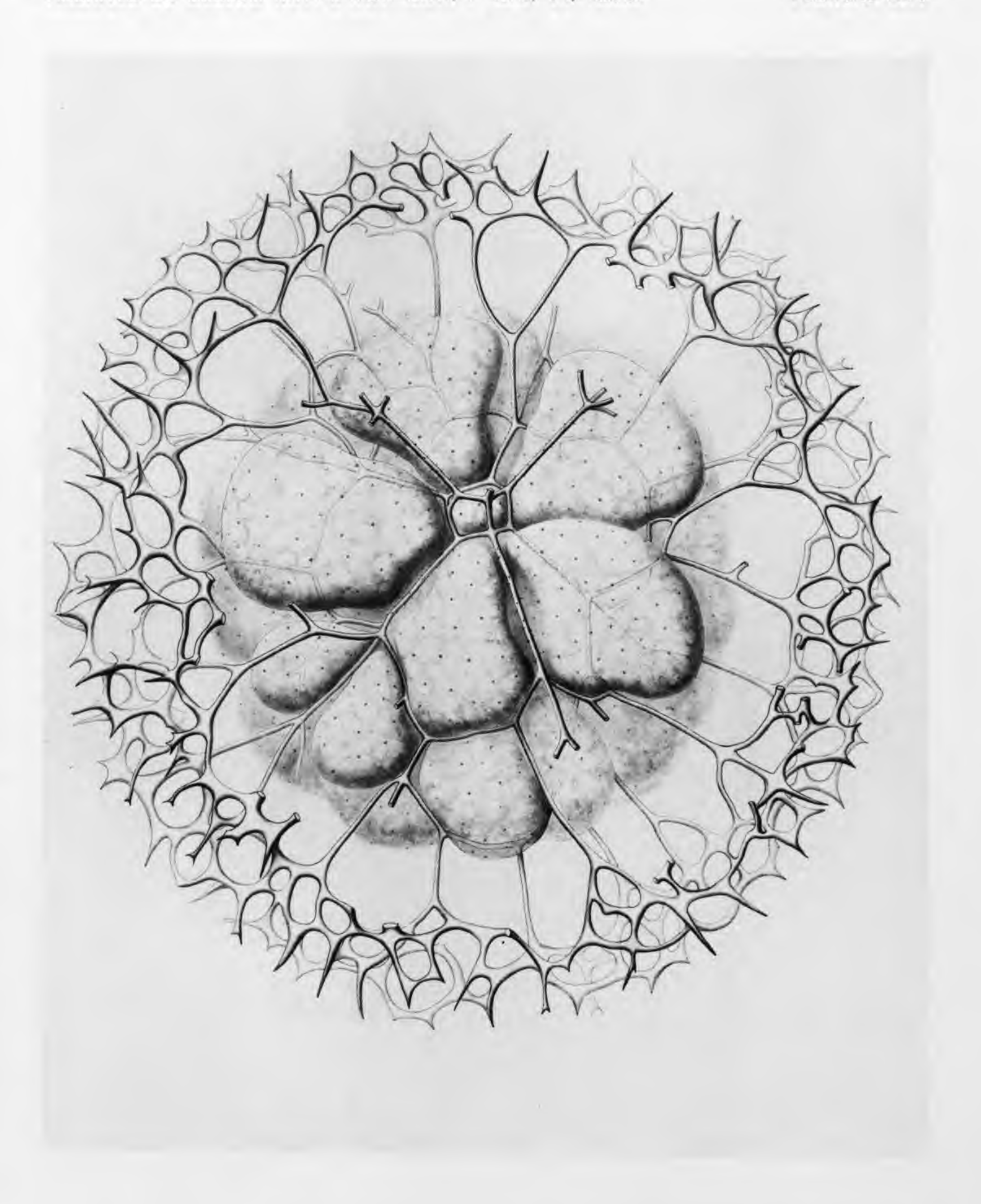


PLANCHE XLV

FIG. 1. *Diplospongus dendrophorus* MAST (diamètre de la capsule : 400 μ).

FIG. 2. *Spongodrymus gracilis* nov. sp. (diamètre de la capsule : 600 μ).

FIG. 3. *Spongodendron macrodoras* nov. gen. nov. sp.
Spicules d'ordre 1 atteignant 2 millimètres.

FIG. 4. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Très jeune individu. Diamètre de la capsule centrale : 60 μ.

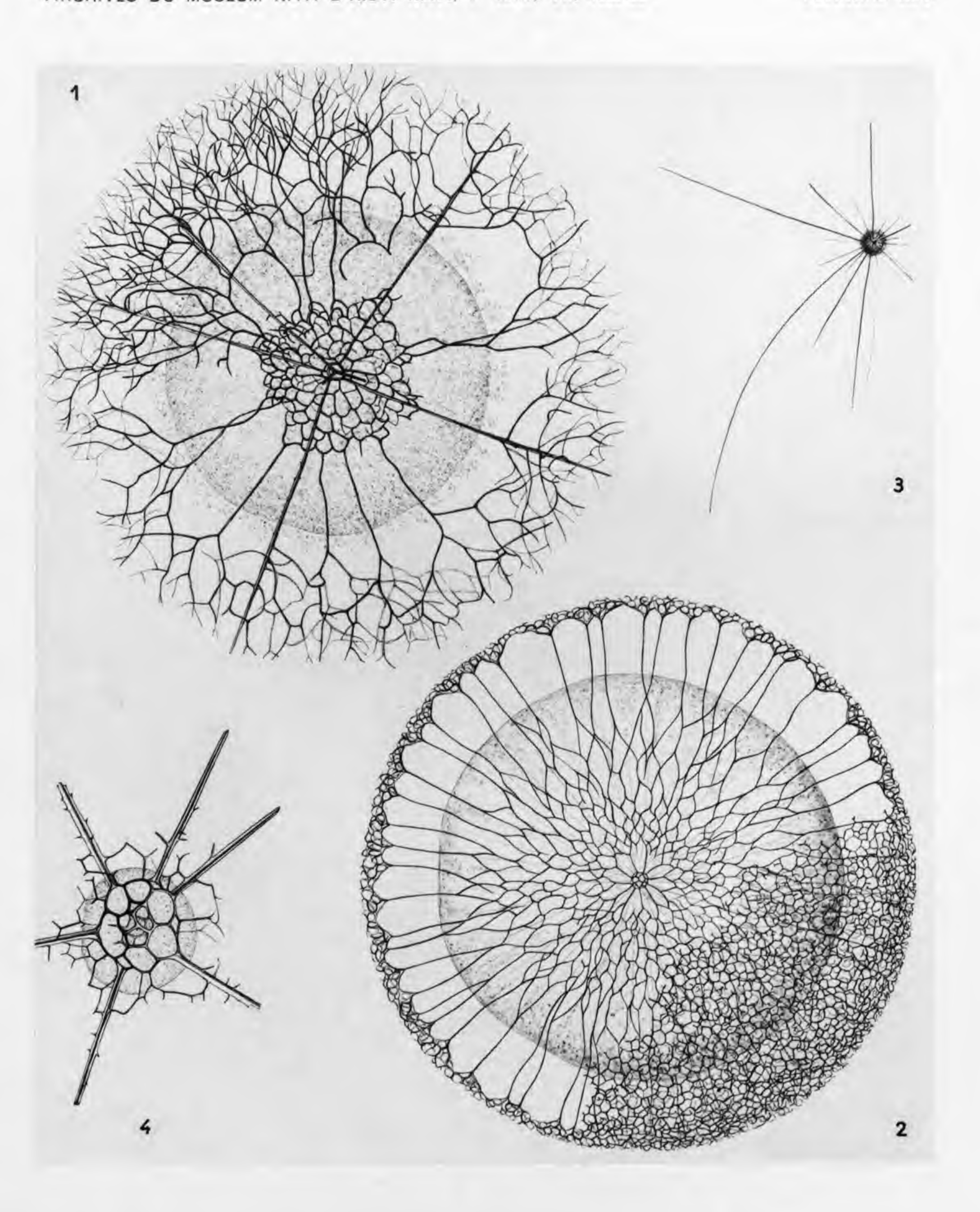

1
3
4
2

PLANCHE XLVI

FIG. 1. *Spongosphaera polyacantha* Hkl.
Remarquer les Xanthelles (X) péricapsulaires (diamètre C_1 = 20 μ).

FIG. 2. *Spongodendron macrodoras* nov. gen. nov. sp.
Détails du squelette (diamètre de la capsule : 110 μ).

FIG. 3. *Spongoplegma rugosa* nov. sp. (diamètre de la coque spongieuse : 320 μ).

FIG. 4. *Centrocubus mediterranensis* nov. sp.
Tissu spongieux limité d'une façon très régulière à la périphérie (diamètre de la coque spongieuse : 900 μ).

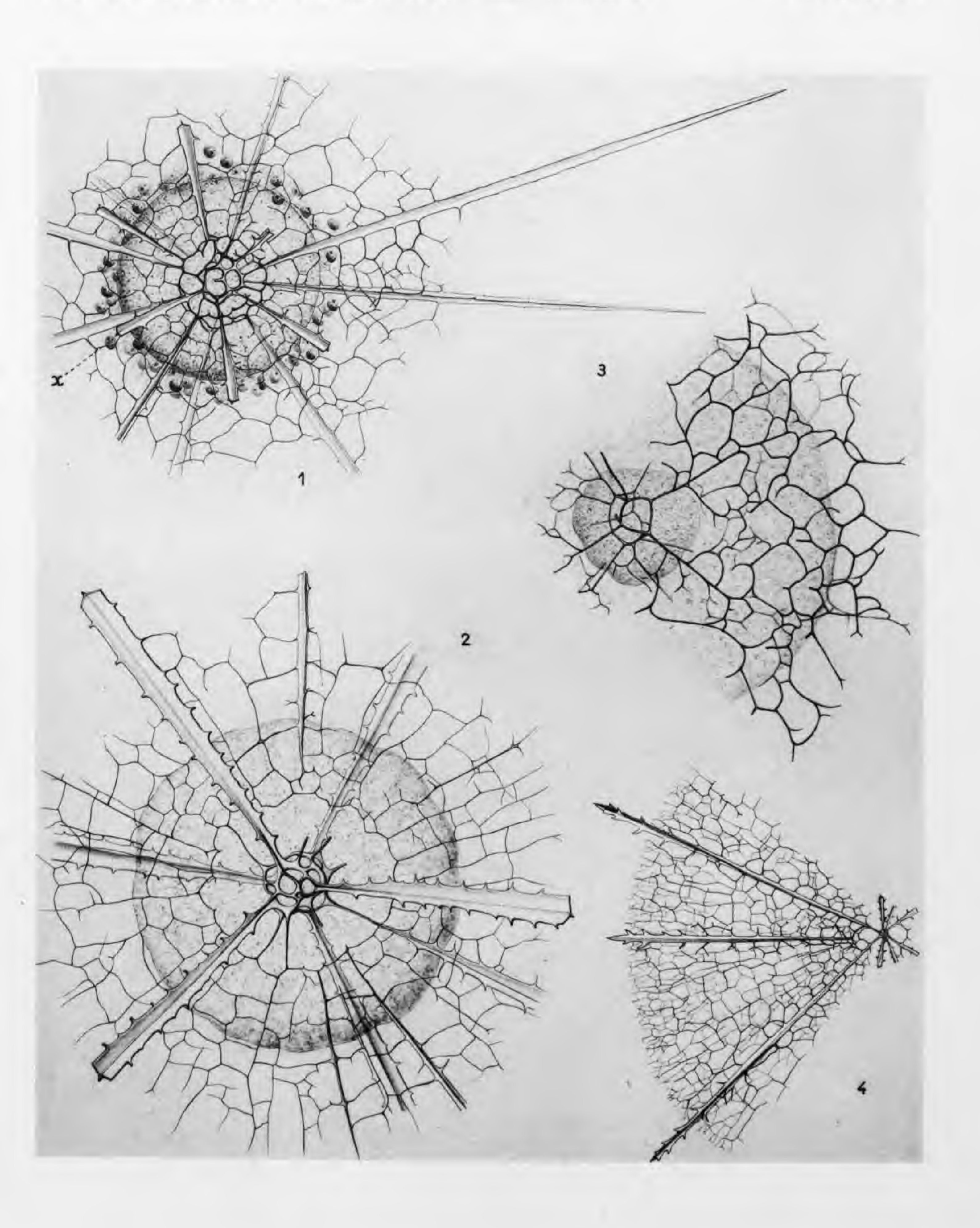

x
1
2
3
4

PLANCHE XLVII

FIG. 1. *Spongodrymus elaphococcus* Hkl.
Squelette microsphérien (diamètre : 20 μ).

FIG. 2. *Spongodrymus gracilis* nov. sp.
Squelette microsphérien (diamètre : 20 μ).

FIG. 3. *Diplospongus dendrophorus* MAST.
Squelette microsphérien (diamètre : 20 μ).

FIG. 4. *Diplospongus dendrophorus* MAST.
Relation du spicule avec les coques.

FIG. 5. *Hexadoras arachnoïdale* nov. sp. (diamètre de la capsule centrale : 40 μ).

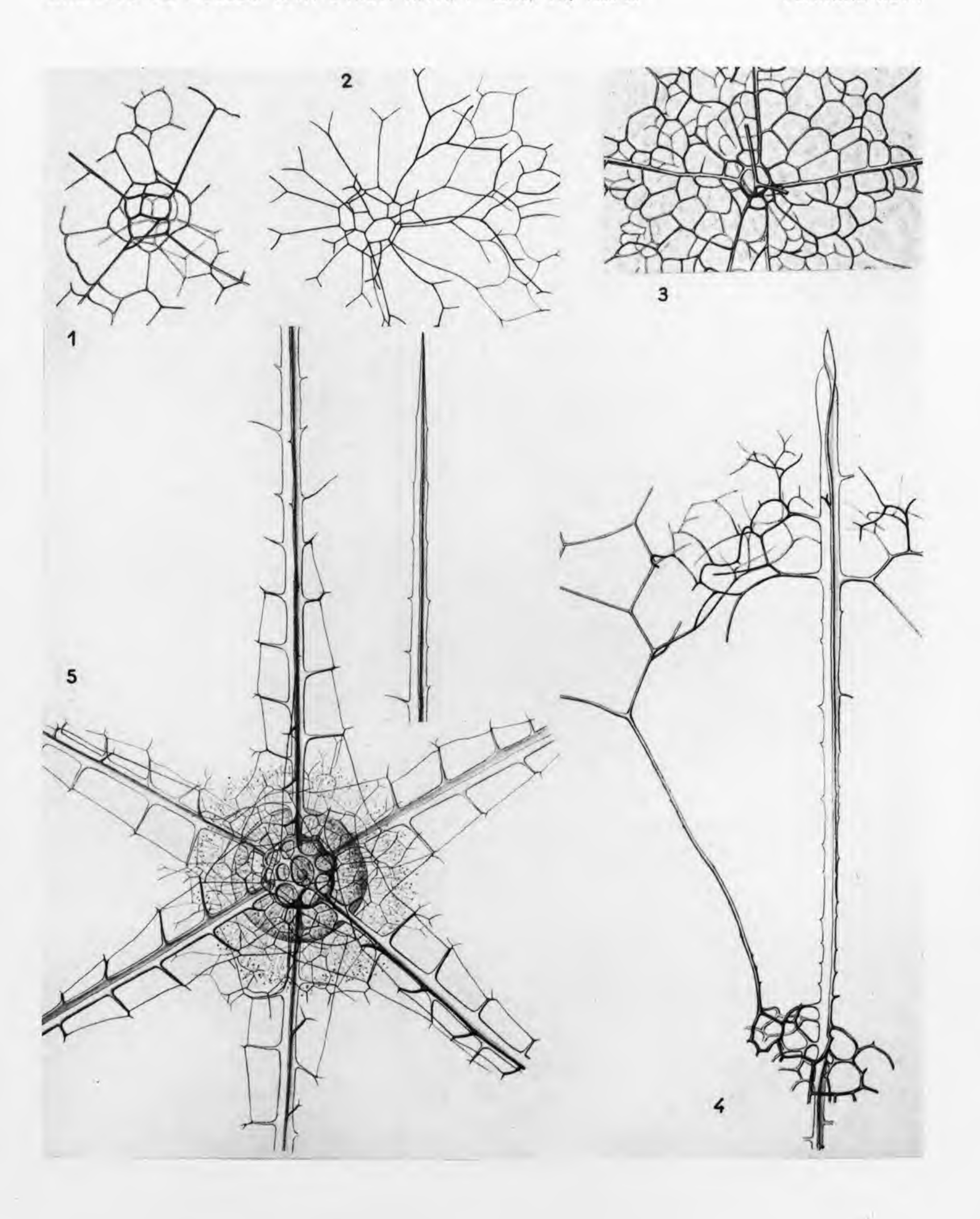

1
2
3
4
5

PLANCHE XLVIII

FIG. 1. *Plegmosphaera entodictyon* Hkl.
Diamètre de la coque : 230 μ.

FIG. 2. *Plegmosphaera coronata* nov. sp.
Trophozoïte adulte. d : 300 μ.

FIG. 3. *Plegmosphaera coronata* nov. sp.
Cristaux (c) du cortex endoplasmatique fortement grossis.

FIG. 4. *Plegmosphaera pachyplegma* Hkl.
Diamètre de la coque : 300 μ.

FIG. 5. *Plegmosphaera leptoplegma* Hkl.
Diamètre de la coque : 430 μ.

FIG. 6. *Spongoplegma rugosa* nov. sp.
Individu parasité (diamètre coque spongieuse : 320 μ).

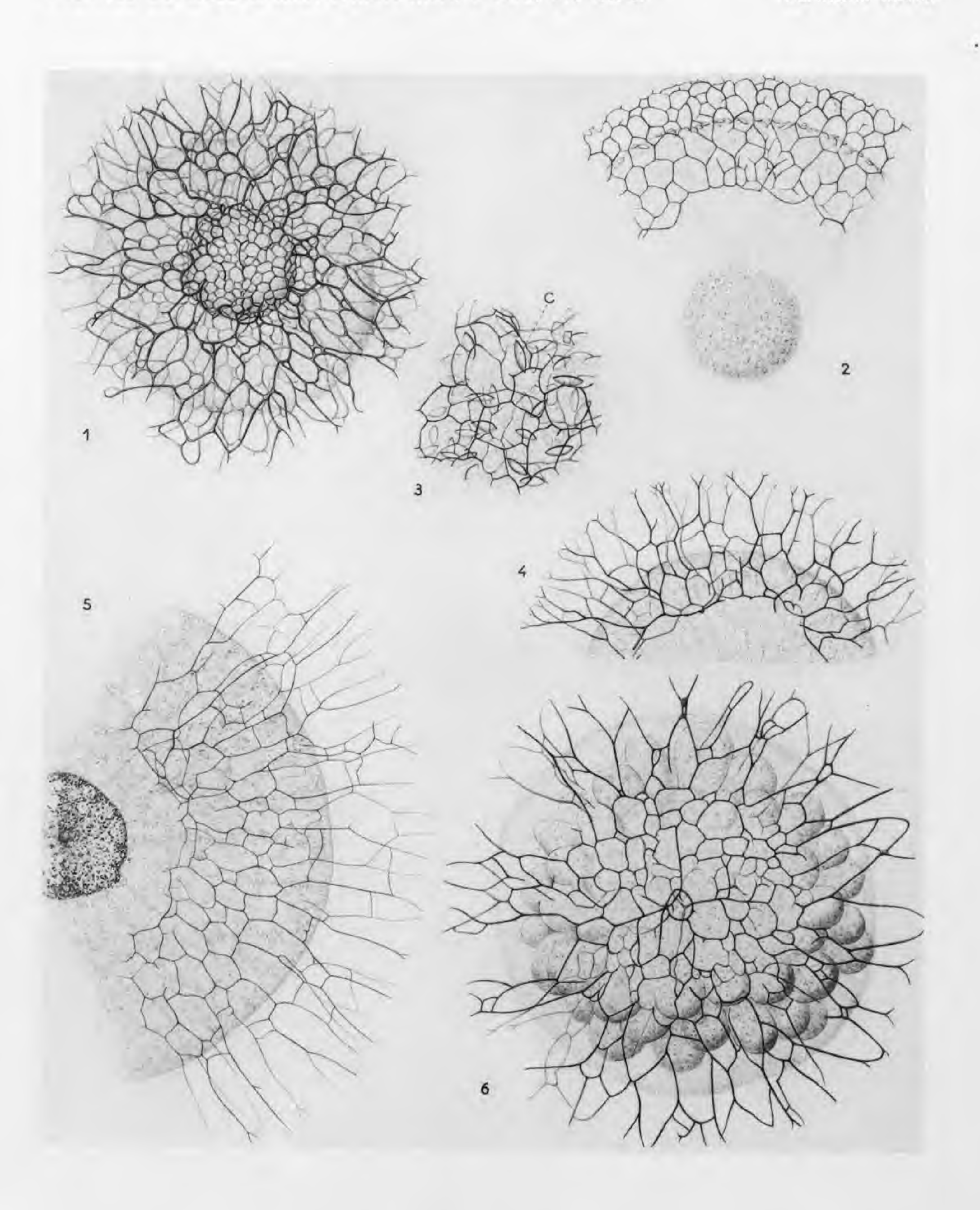

1
2
3
C
4
5
6

PLANCHE XLIX

FIG. 1. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
Squelette n'ayant pas achevé sa croissance. Diamètre de la coque externe : 240 µ.

FIG. 2. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
Détail du squelette microsphérien de l'individu précédent.

FIG. 3. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
Squelette d'un trophozoïte adulte. Diamètre de la coque externe : 230 µ.

FIG. 4. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
Détail du squelette microsphérien de l'individu précédent.

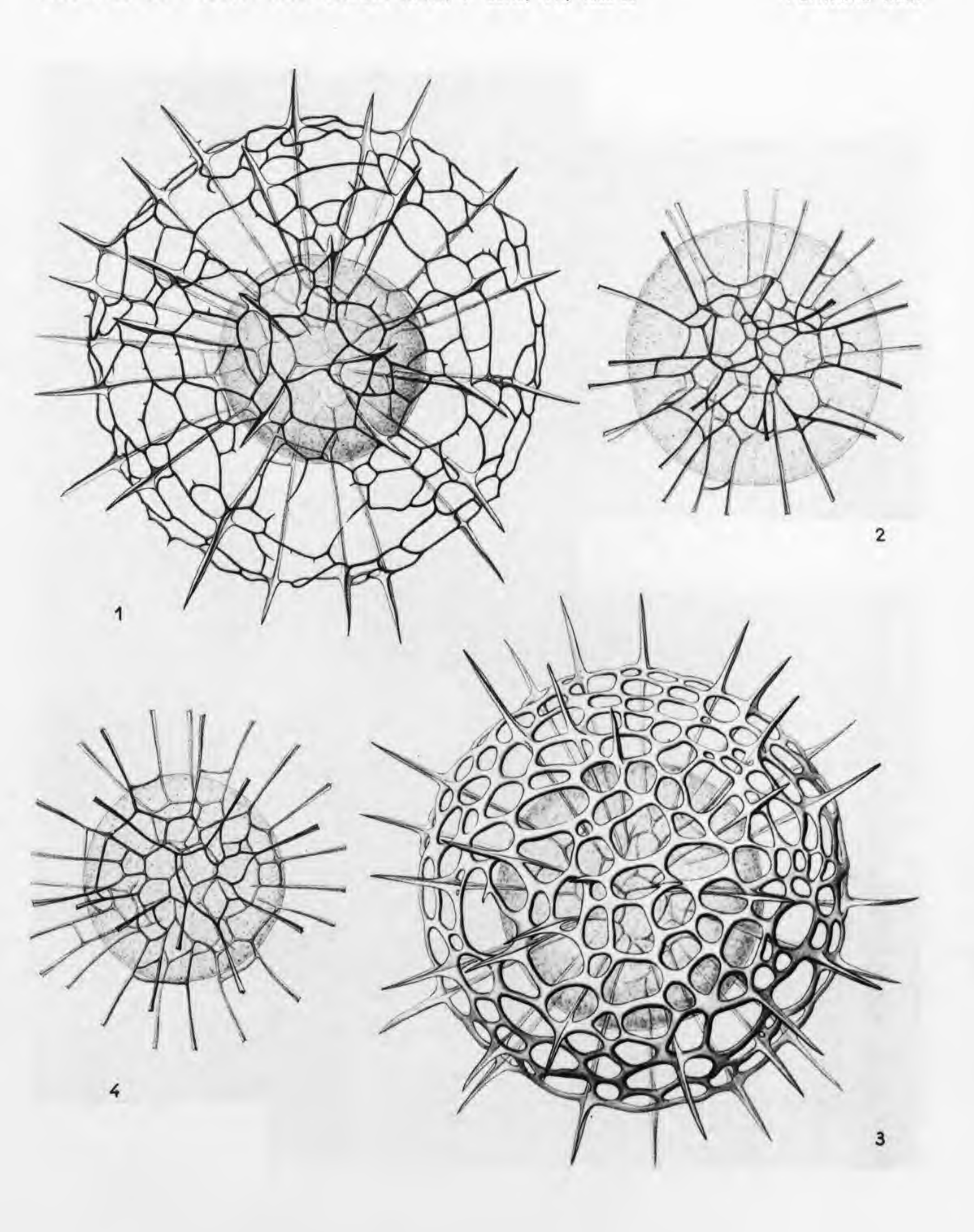

1
2
3
4

PLANCHE L

FIG. 1. *Rhizosphaera helicoïdalis* nov. sp.
(diamètre de la coque corticale : 340 μ).

FIG. 2. *Rhizosphaera trigonacantha* Hkl.
Forme à longs spicules avec coque externe imparfaitement doublée de tissu spongieux.

FIG. 3. *Rhizosphaera algerica* nov. sp.
(diamètre de la coque corticale : 260 μ).

FIG. 4. *Rhizosphaera haeckeli* nov. sp.
Forme jeune.

FIG. 5. *Rhizoplegma verticillata* Hkl.
Diamètre de la macrosphère : 98 μ.

FIG. 6. *Thalassoplegma tenuis* (MAST) nov. gen.
(fb : fibrilles internes). Jeune individu (diamètre de la macrosphère : 70 μ).

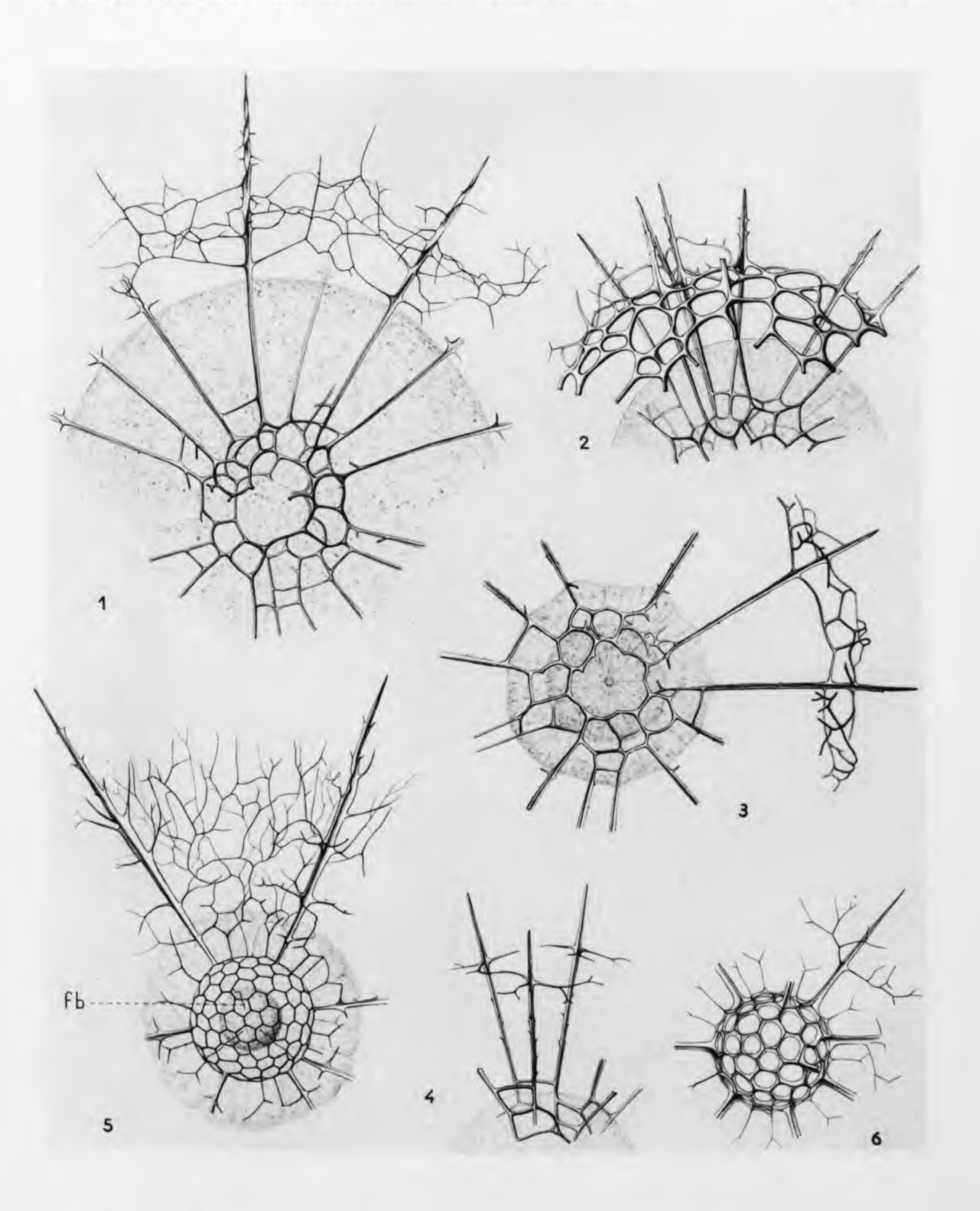

1
2
3
Fb
4
5
6

PLANCHE LI

FIG. 1 et 6. *Rhizosphaera trigonacantha* Hkl.
Deux stades de croissance des formes à longs spicules (longueur du spicule : 100 μ).

FIG. 2 et 3. *Rhizosphaera trigonacantha* Hkl.
Formes « nana » à spicules courts (longueur du spicule : 70 μ).

FIG. 4. *Rhizosphaera drymodes* Hkl.
(diamètre de la coque corticale : 240 μ).

FIG. 5. *Rhizosphaera spongiosa* nov. sp.
(diamètre de la coque externe : 330 μ).

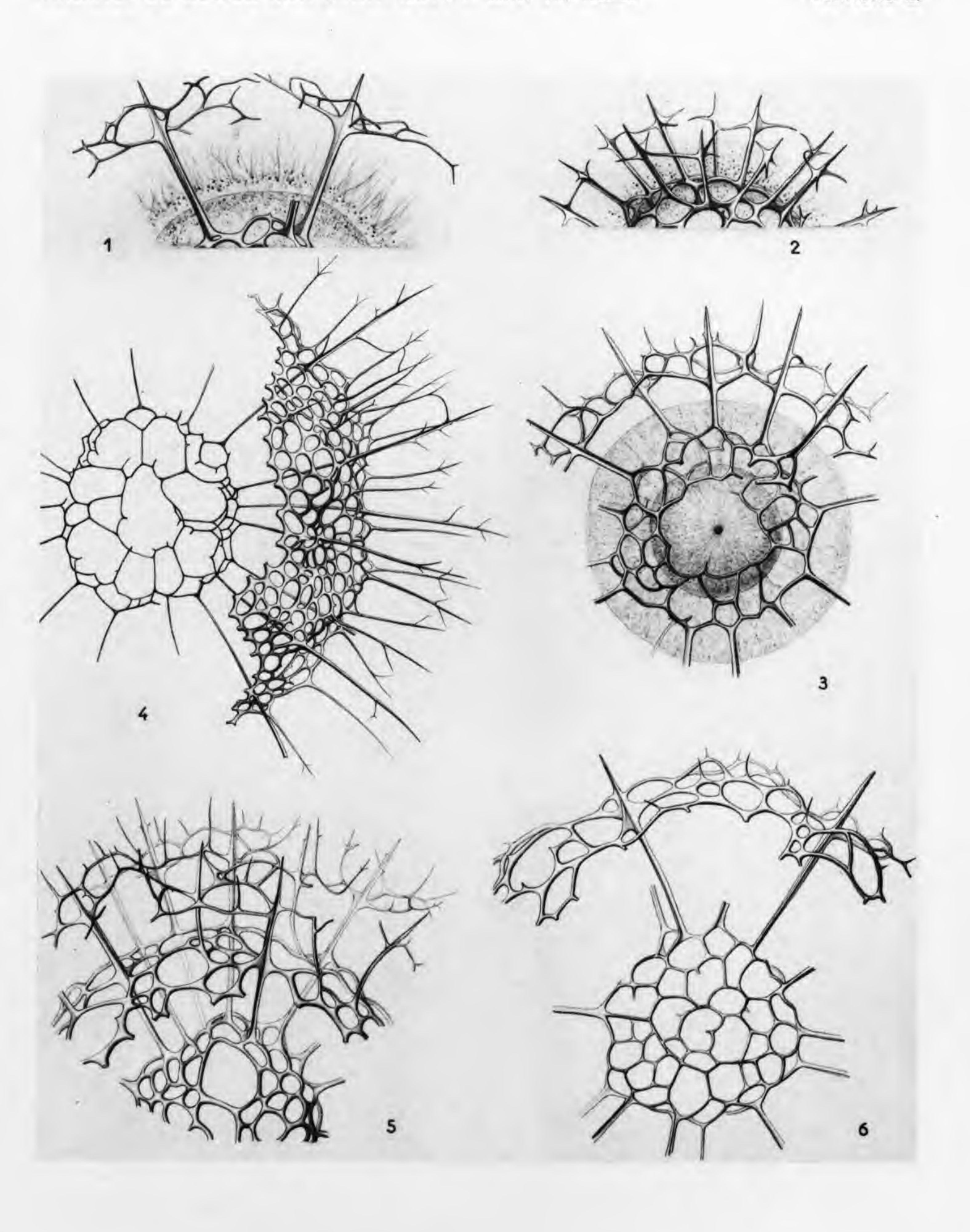

1
2
4
3
5
6

PLANCHE LII

Fig. 1 et 2. *Actinosphaera capillaceum* (Hkl) nov. gen.
1) jeune individu encore dépourvu de coque corticale (diamètre de la capsule : 80 μ). 2) forme adulte (coque corticale : 230 μ).

Fig. 3 et 4. *Actinosphaera capillaceum* (Hkl) nov. gen.
Formes à coque périphérique doublée d'un tissu spongieux (diamètre de C2 : 250 μ).

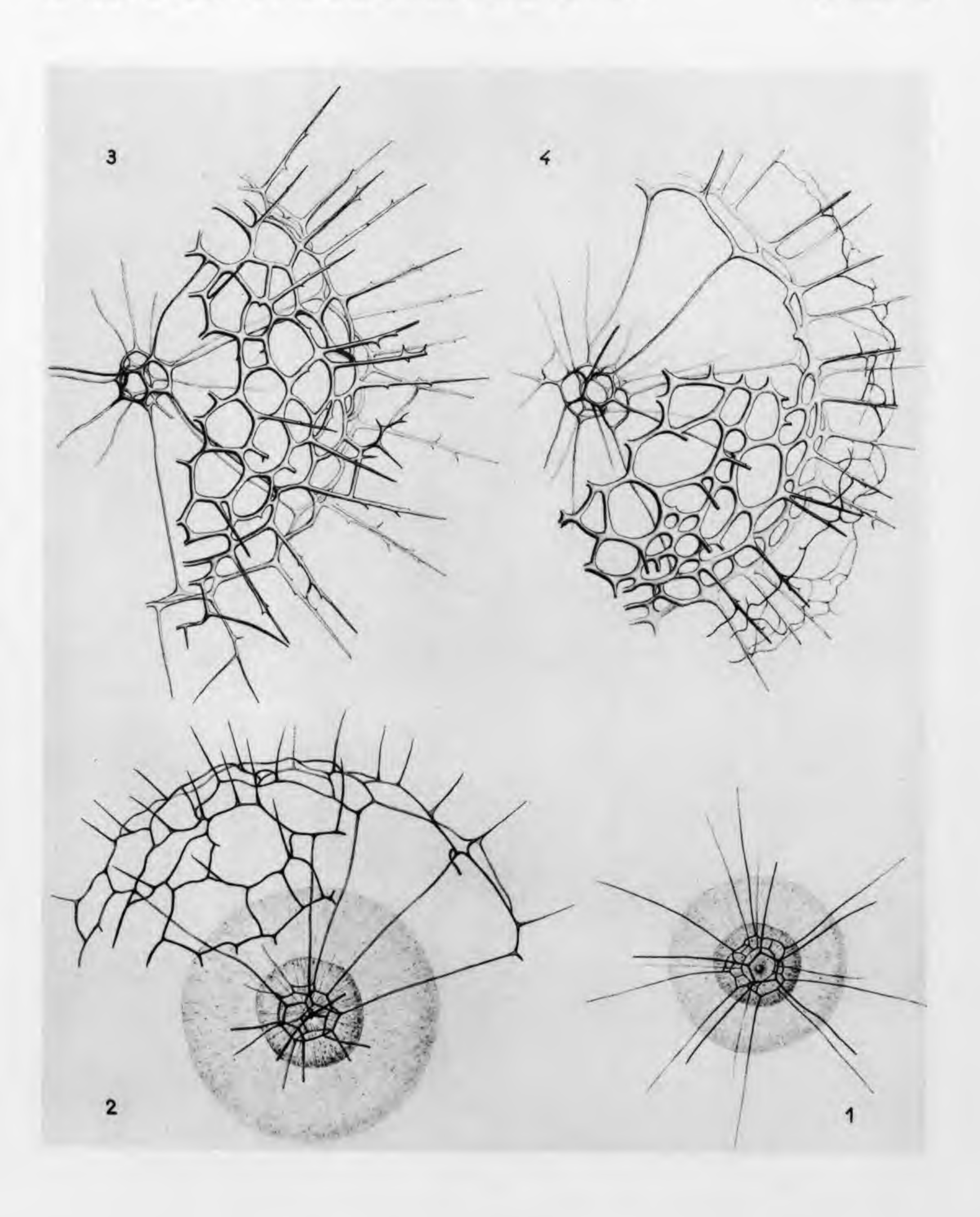

3
4
2
1

PLANCHE LIII

Fig. 1. *Hexacontium arachnoïdale* nov. sp.
c 1 : 25 µ; c 2 : µ50 ; c 3 : 175 µ.

Fig. 2. *Hexacontium drymodes* Hkl.
Avec épines corticales dichotomisées. c 1 : 21 µ; c 2 : 45 µ; c 3 : 120 µ.

Fig. 3. *Thecosphaera bulbosa* nov. sp.
Coque corticale : 100 µ.

Fig. 4. *Thecosphaera radians* nov. sp.
Coque corticale : 100 µ.

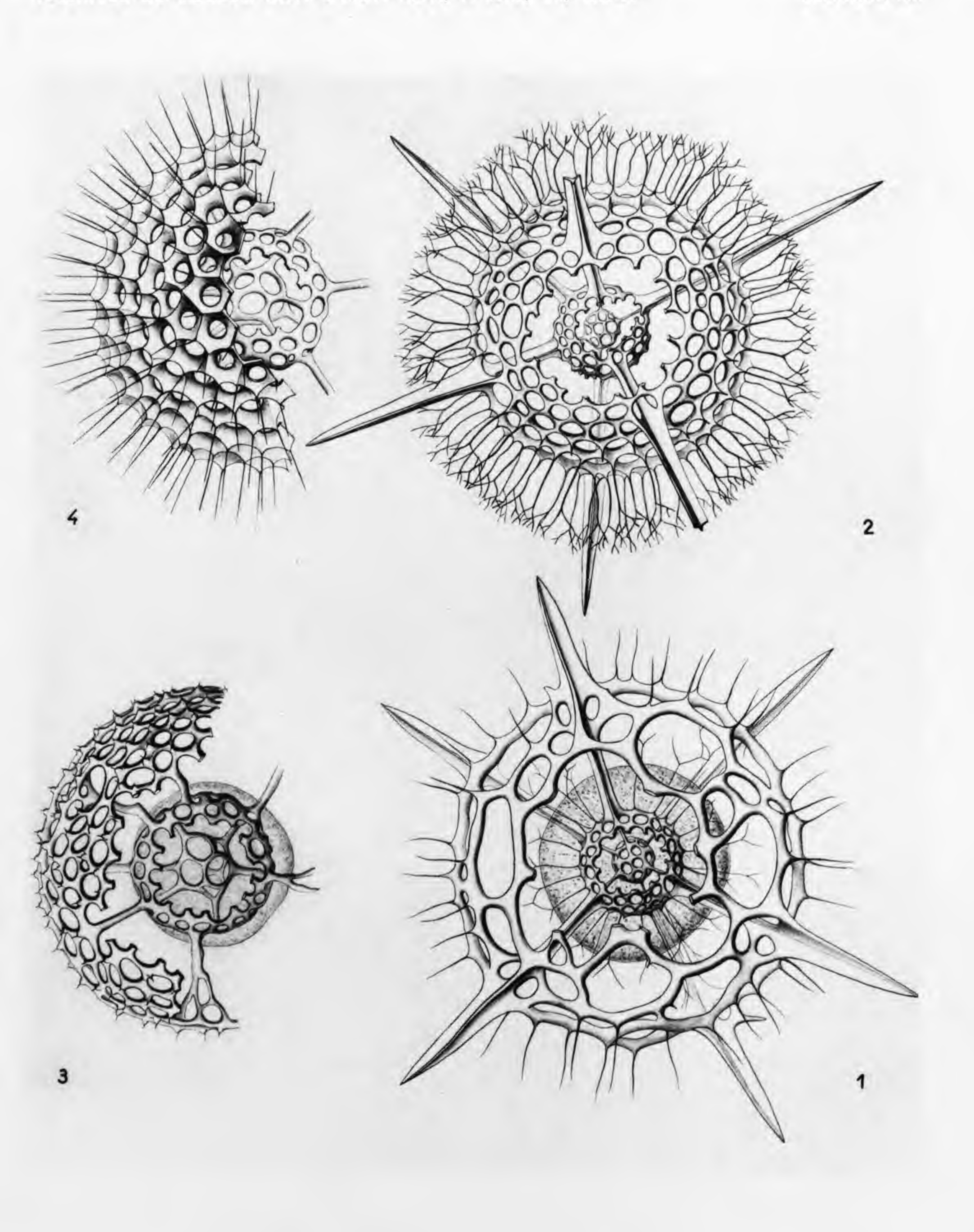

4
2
3
1

PLANCHE LIV

FIG. 1. *Hexacontium* (?).
Forme jeune; c 1 : 20 μ; c2 : 50 μ.

FIG. 2-3 et 4. *Actinomma mediterranensis* nov. sp.
Divers stades de croissance (c 1 : 20 μ).

FIG. 5-6 et 7. *Hexacontium drymodes* Hkl.
Avec épines corticales soit droites et non fourchues, soit dichotomisées et unies entre elles de façon à limiter une coque périphérique très délicate : c 1 : 25 μ; c 2 : 45 μ; c 3 : 125 μ.

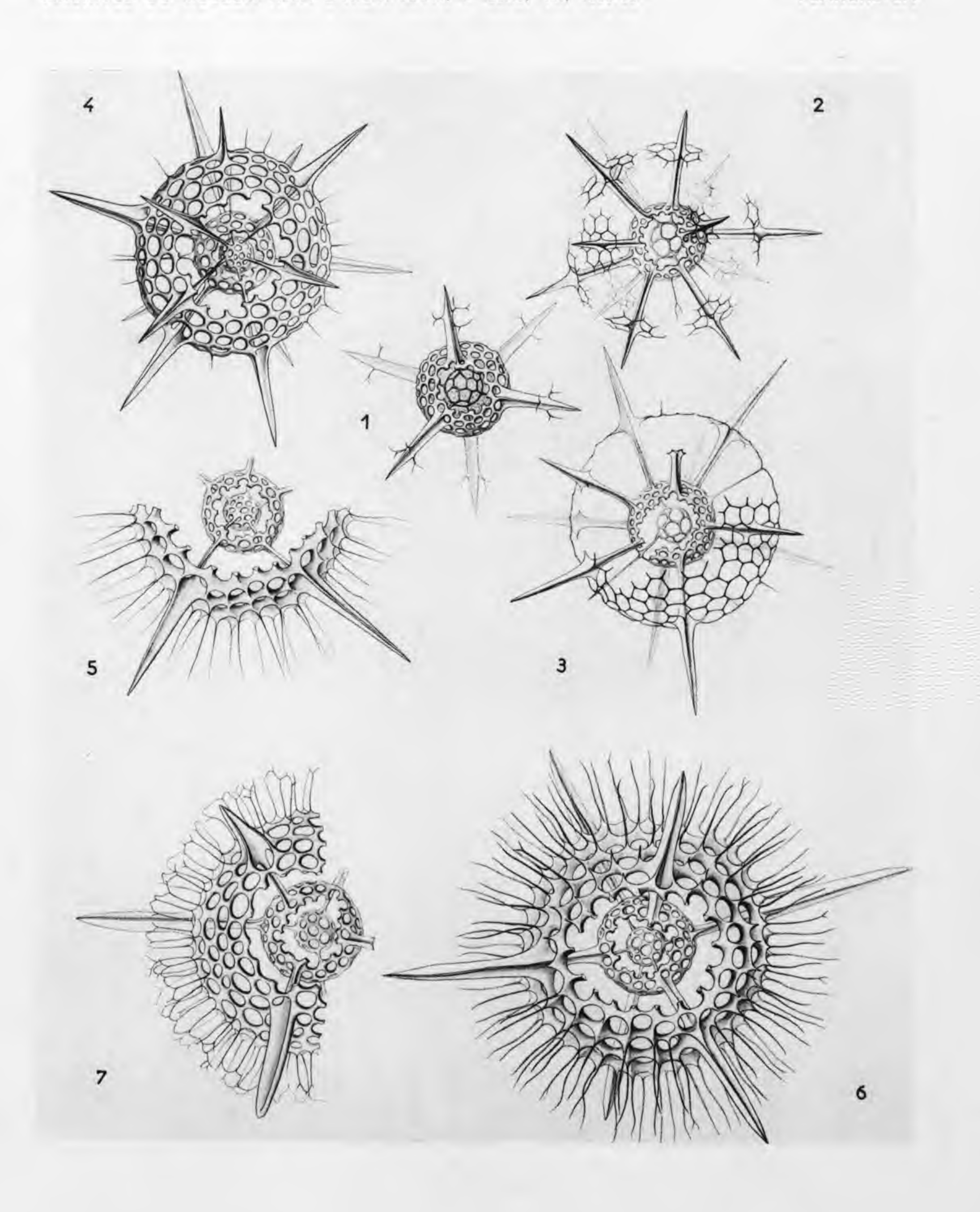

4
2
1
5
3
7
6

PLANCHE LV

FIG. 1. *Cladococcus lychnosphaerae* nov. sp.
Stade jeune. Diamètre de la macrosphère : 60 μ.

FIG. 2. *Cladococcus lychnosphaerae* nov. sp.
Stade plus évolué avec capsule centrale lobée.

FIG. 3. *Arachnosphaera jeune.*
Diamètre de la macrosphère : 80 μ. (fb : fibrilles internes).

FIG. 4. *Diplosphaera jeune.*
Diamètre de la macrosphère : 175 μ. Remarquez les nucléoles qui saillent dans le cortex nucléaire.

FIG. 5 et 6. *Acanthosphaera* sp.
Diamètre de la capsule : 28 μ. Diamètre de la macrosphère : 75 μ. Noter que la capsule, quoique très petite, est déjà lobée.

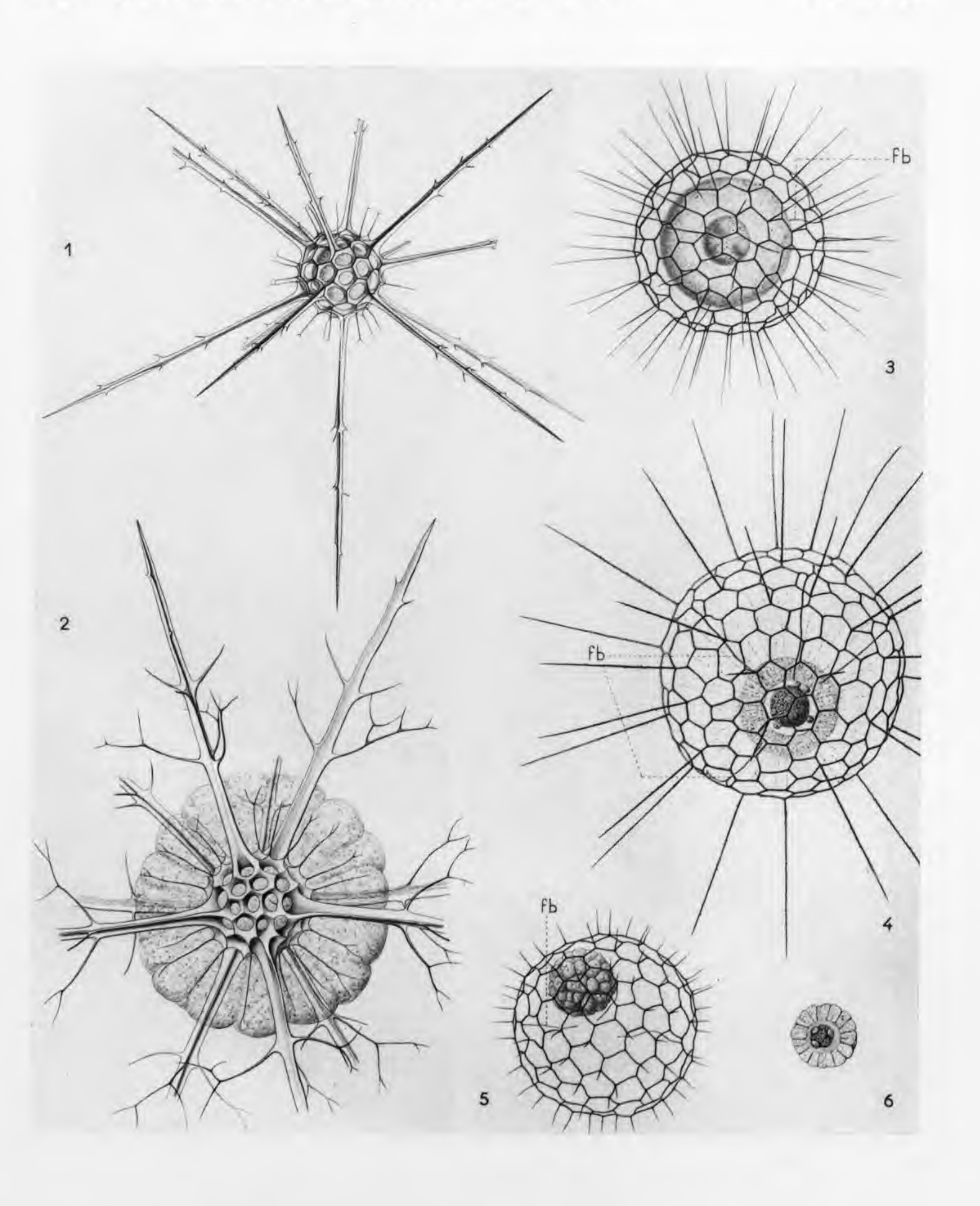

1
2
3
4
5
6
fb
fb
fb

PLANCHE LVI

Haeckeliella macrodoras (Hkl) nov. gen.

FIG. 1. — Forme à longs spicules non ramifiés. (Diamètre de la macrosphère : 70 μ).
FIG. 2. — Forme analogue, mais avec spicules pourvus de quelques longues épines.
FIG. 6. — Forme à longs spicules branchus.
FIG. 3-4-5. — Formes à spicules courts et puissants, ramifiés. (fb : fibrilles internes).

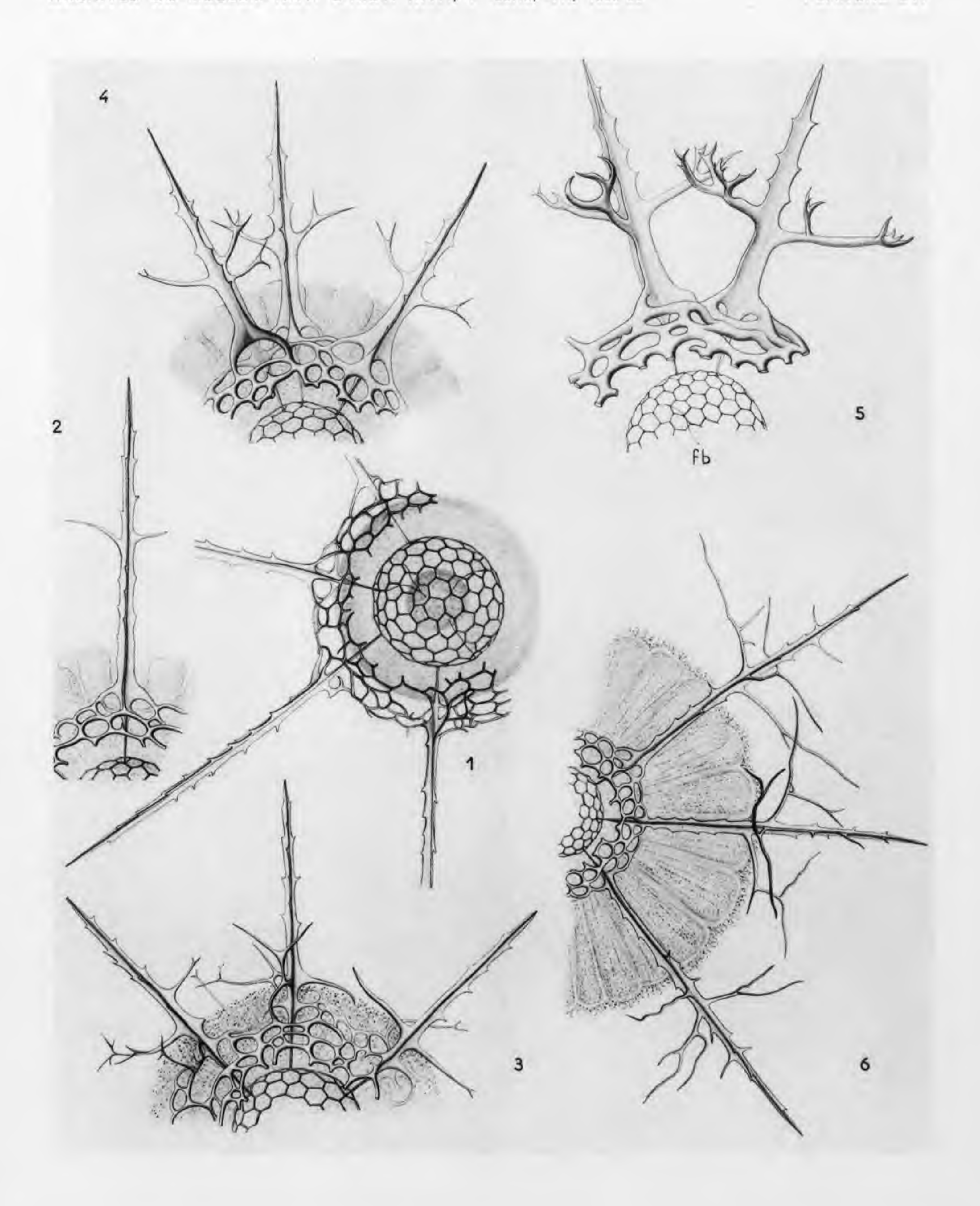
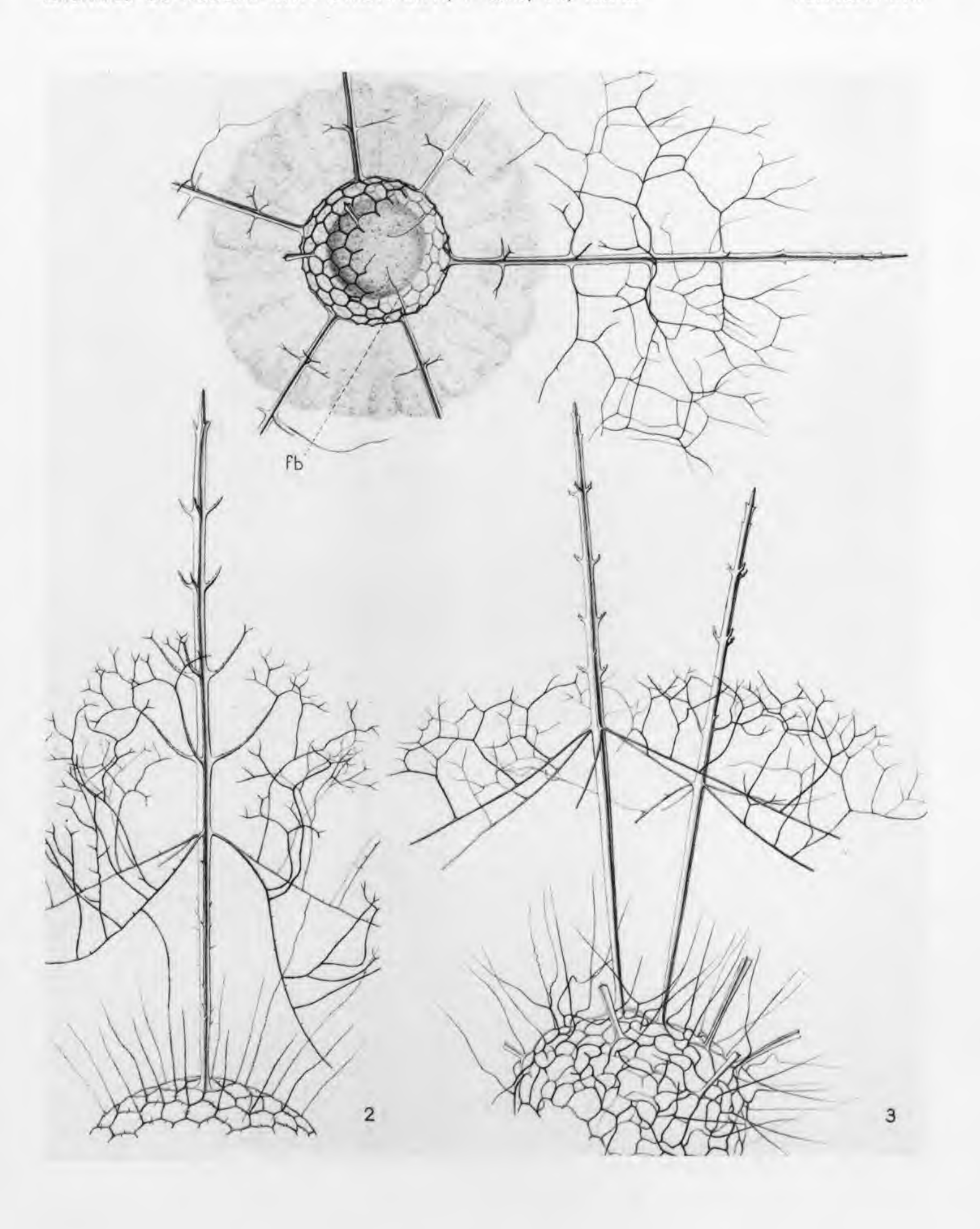

4
2
5
fb
1
3
6

PLANCHE LVII

FIG. 1. *Rhizoplegma radicatum* Hkl.
Diamètre de la macrosphère : 100 μ. (fb : fibrilles internes).

FIG. 2. *Diplosphaera ramosissima* nov. sp.
Diamètre de la macrosphère : 190 μ.

FIG. 3. *Diplosphaera cachoni* nov. sp.
Macrosphère : 170 μ.



fb
2
3

PLANCHE LVIII

FIG. 1-2 et 3. *Porococcus enigmaticus* nov. gen. nov. sp.
Formes à 4 et 6 spicules. Sur la fig. 3, le cytoplasme de la capsule centrale commence à se frayer un passage au travers des pores de la coque. Diamètre de la macrosphère : 95 μ.

FIG. 4. *Cladococcus megaceros* nov. sp.
Diamètre de la macrosphère : 75 μ.

FIG. 5. *Spongosphaera streptacantha* Hkl.
Axopodes, axoflagelle et gaine cytoplasmique périspiculaire (sur le vivant).

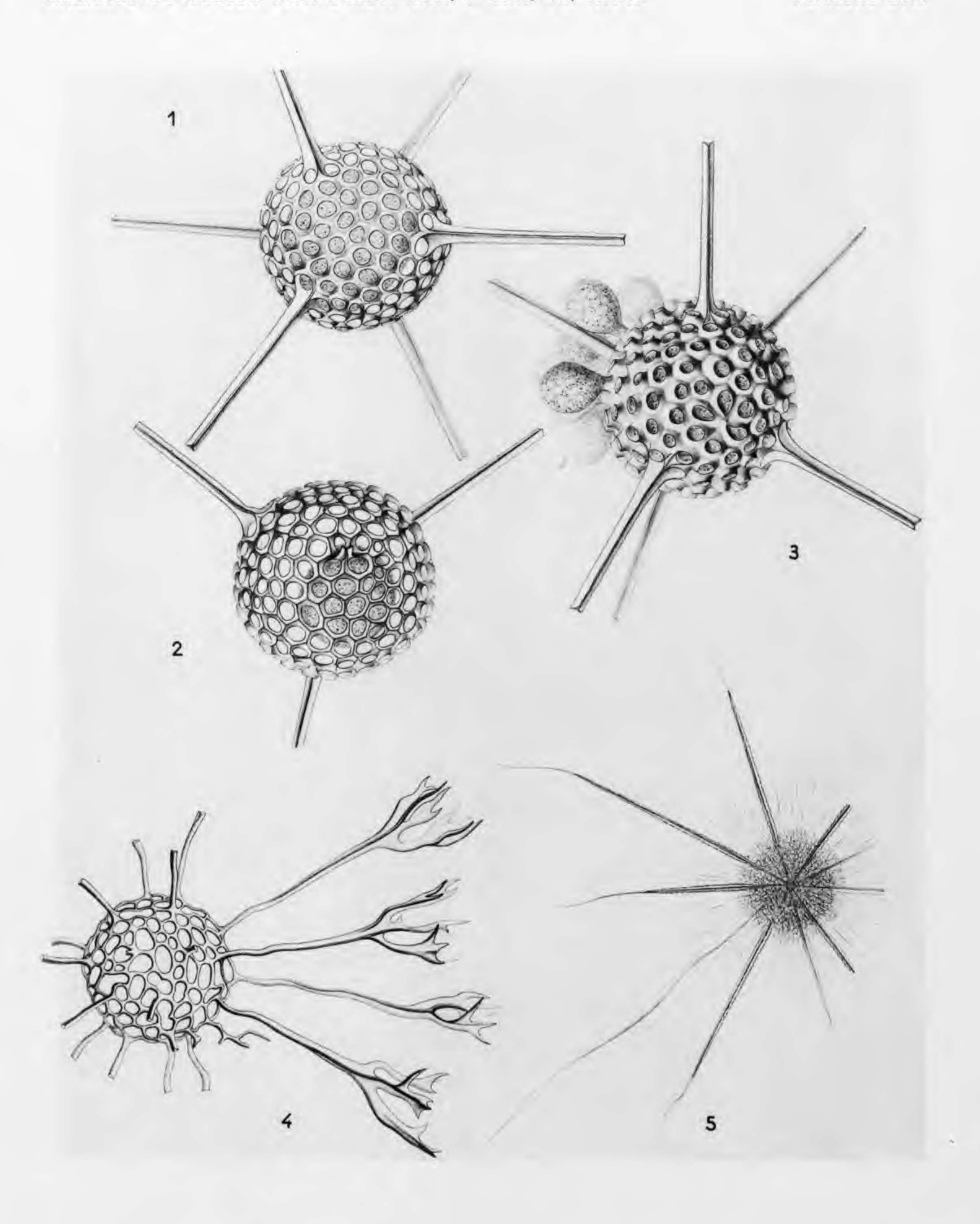

1
2
3
4
5

PLANCHE LIX

FIG. 1. *Rhizosphaera trigonacantha* Hkl.
Forme nana, jeune (cc : 50 μ).

FIG. 2. *Thalassoplegma tenuis* (MAST) nov. gen.
Macrosphère : 70 μ.

FIG. 3. *Octodendron hamuliferum* nov. sp.
Détails d'un spicule (longueur : 1 000 μ).

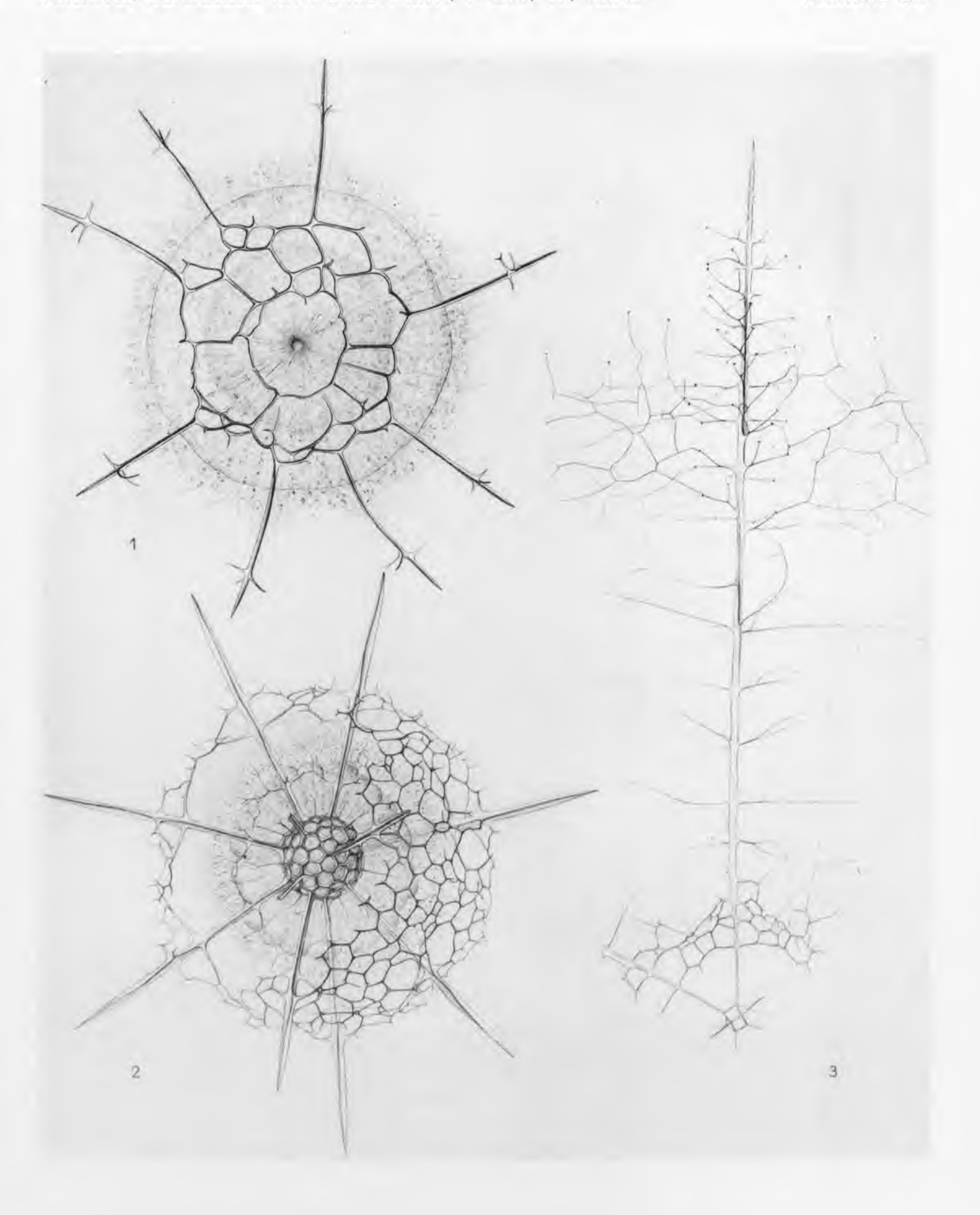

1
2
3

PLANCHE LX

FIG. 1. *Centrocubus mediterranensis* nov. sp.
Capsule centrale et squelette médullaire (diamètre cc : 100 µ). (N : noyau).

FIG. 2-3 et 4. *Centrocubus mediterranensis* nov. sp.
Schémas illustrant les rapports entre microsphère et spicules.

FIG. 5 et 6. *Octodendron hamuliferum* nov. sp.
Détail des spathilles.

FIG. 7. *Octodendron arachnoïdale* nov. sp.
Diamètre cc : 120 µ.

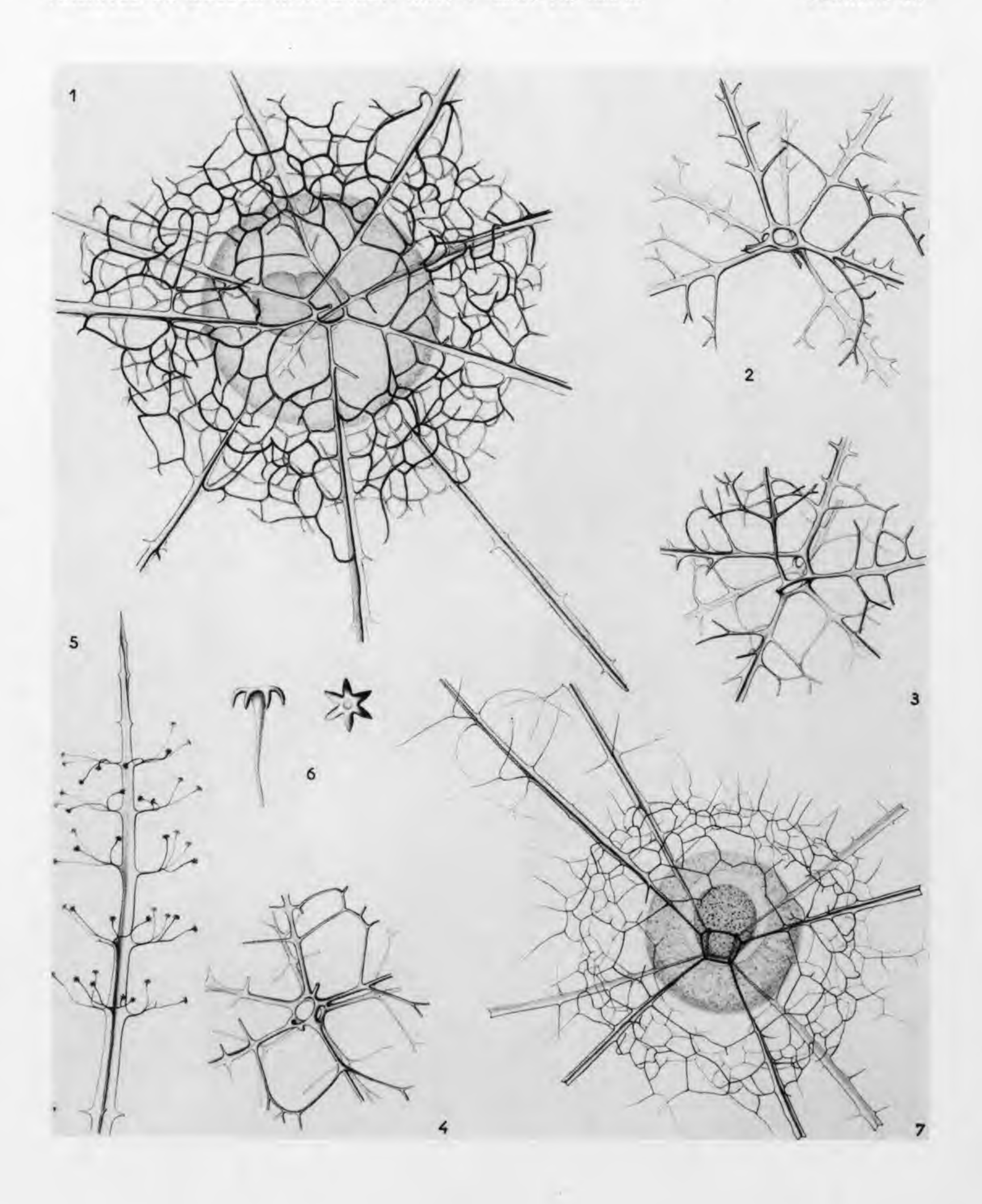

1
2
3
4
5
6
7

PLANCHE LXI

Fig. 1. *Stigmostylus ferrusi* nov. gen. nov. sp.
Diamètre de la capsule centrale : 85 μ. Diamètre de la coque : 140 μ.

Fig. 2. *Tetrapyle* sp.
Vu par la face gauche.

Fig. 3. *Tetrapyle* sp.
Face dorsale — l'axe transversal du Protiste est situé dans le plan de la figure et relie les faces D et G du Radiolaire. *Exp.* : expansion aliforme, formant la ceinture équatoriale; l : ceinture latérale; s : ceinture sagittale.

Fig. 4. *Haplosphaera spherica* nov. gen. nov. sp.
Macrosphère : 220 μ. (fb : fibrilles internes).

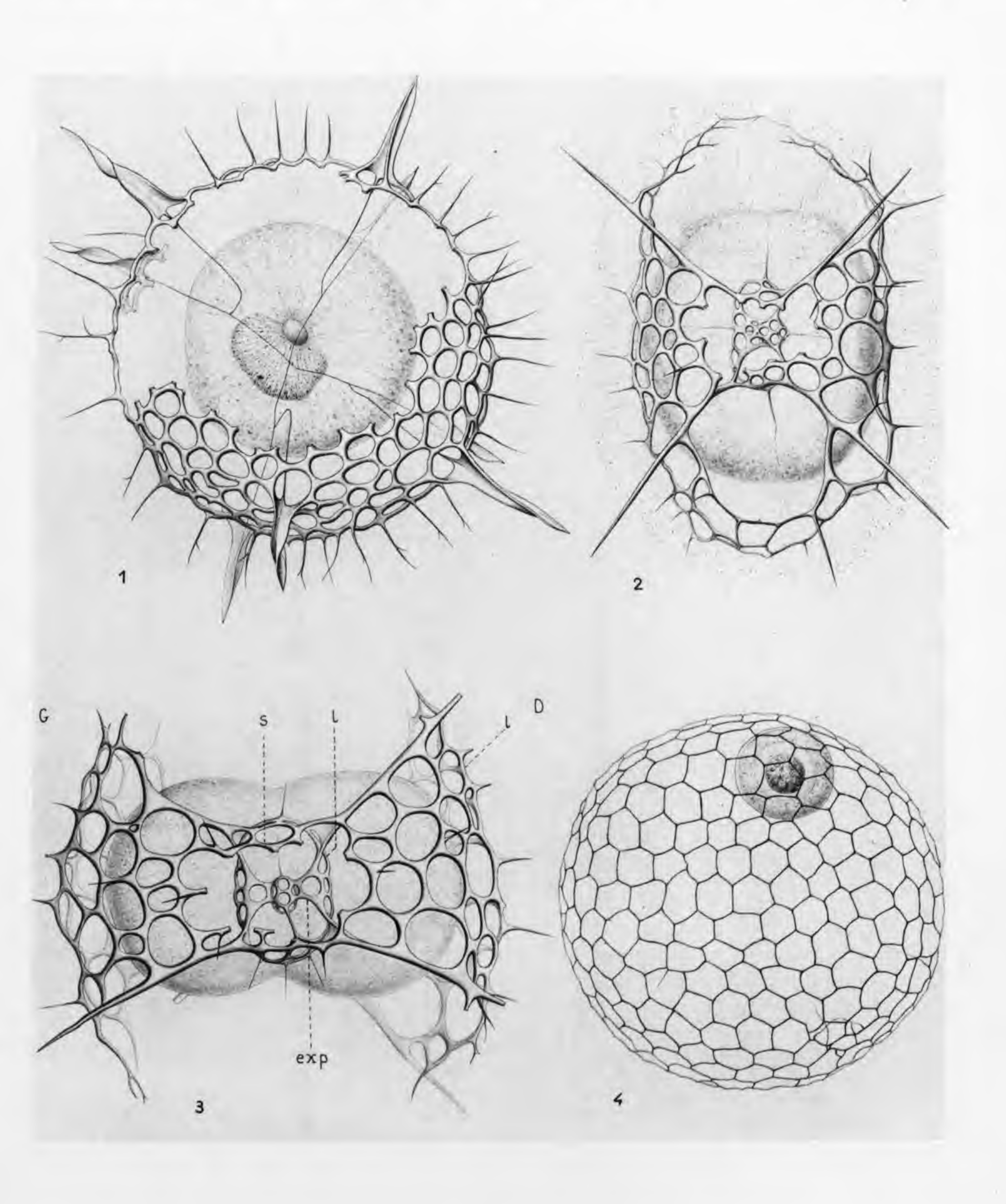

1
2
G
s
L
l
D
exp
3
4

PLANCHE LXII

FIG. 1. *Astrophacus viminalis* nov. sp.
(c 3 : 130 μ).

FIG. 2. *Astrophacus viminalis* nov. sp.
Squelette d'un individu plus jeune. Les épines sont plus courtes et non ramifiées.

FIG. 3. *Excentrodiscus echinatus* nov. gen. nov. sp.
Microsphère excentrique. C 2 prunoïde; C 3 sphérique et garnie de longues épines sur toute sa surface (c 1 : 16 μ; c 2 : 60 μ; c 3 : 125 μ).

FIG. 4 et 5. Squelette microsphérien de *Tetrapyle.*

FIG. 6. Squelette microsphérien d'*Excentrodiscus echinatus.*

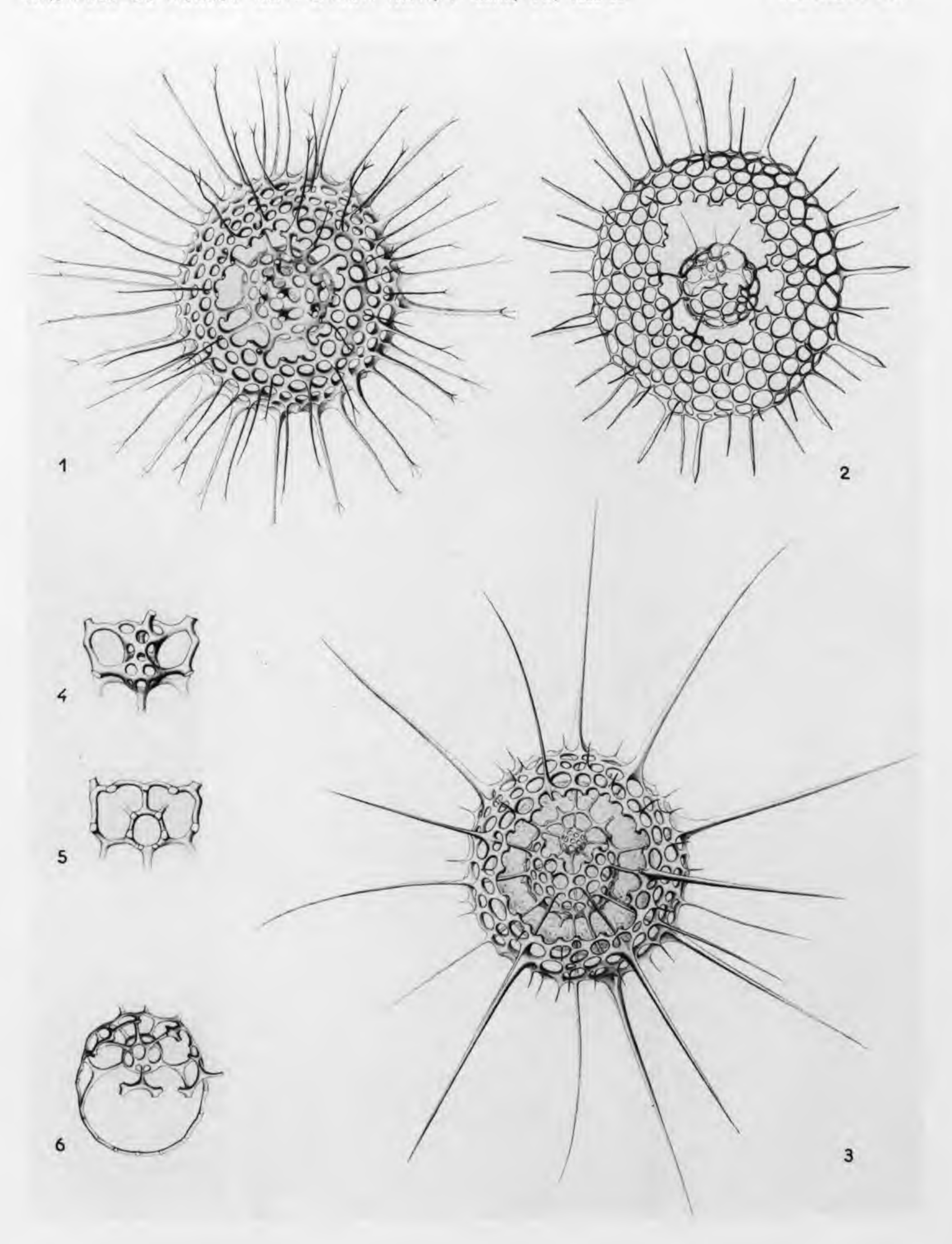

1
2
4
5
6
3

PLANCHE LXIII

Spongoliva sp.

Type de Spherellaires *Prunoïdes*. — On remarquera que les coques grillagées internes sont sphériques ou subsphériques et que seule la coque spongieuse est prunoïde.

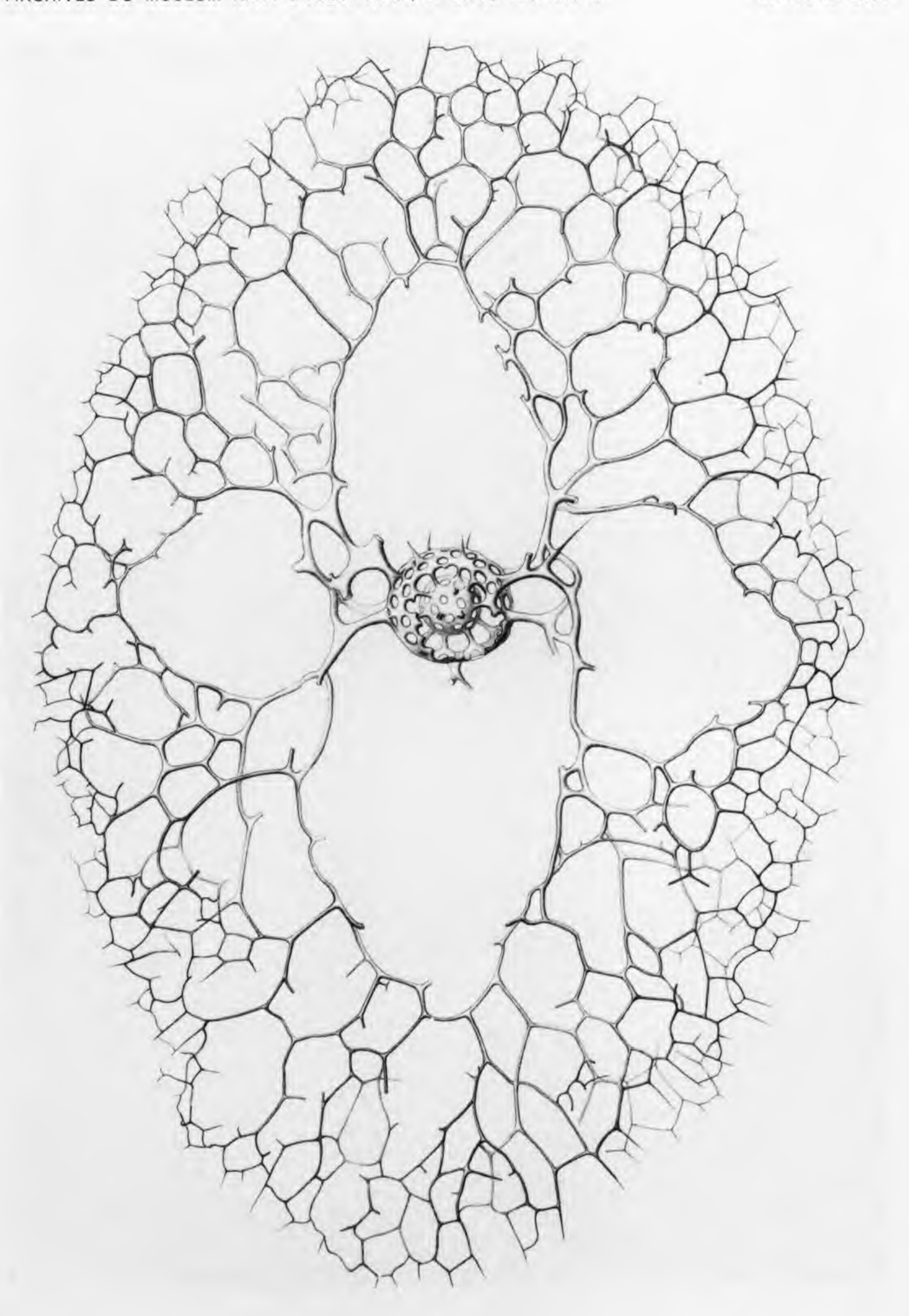
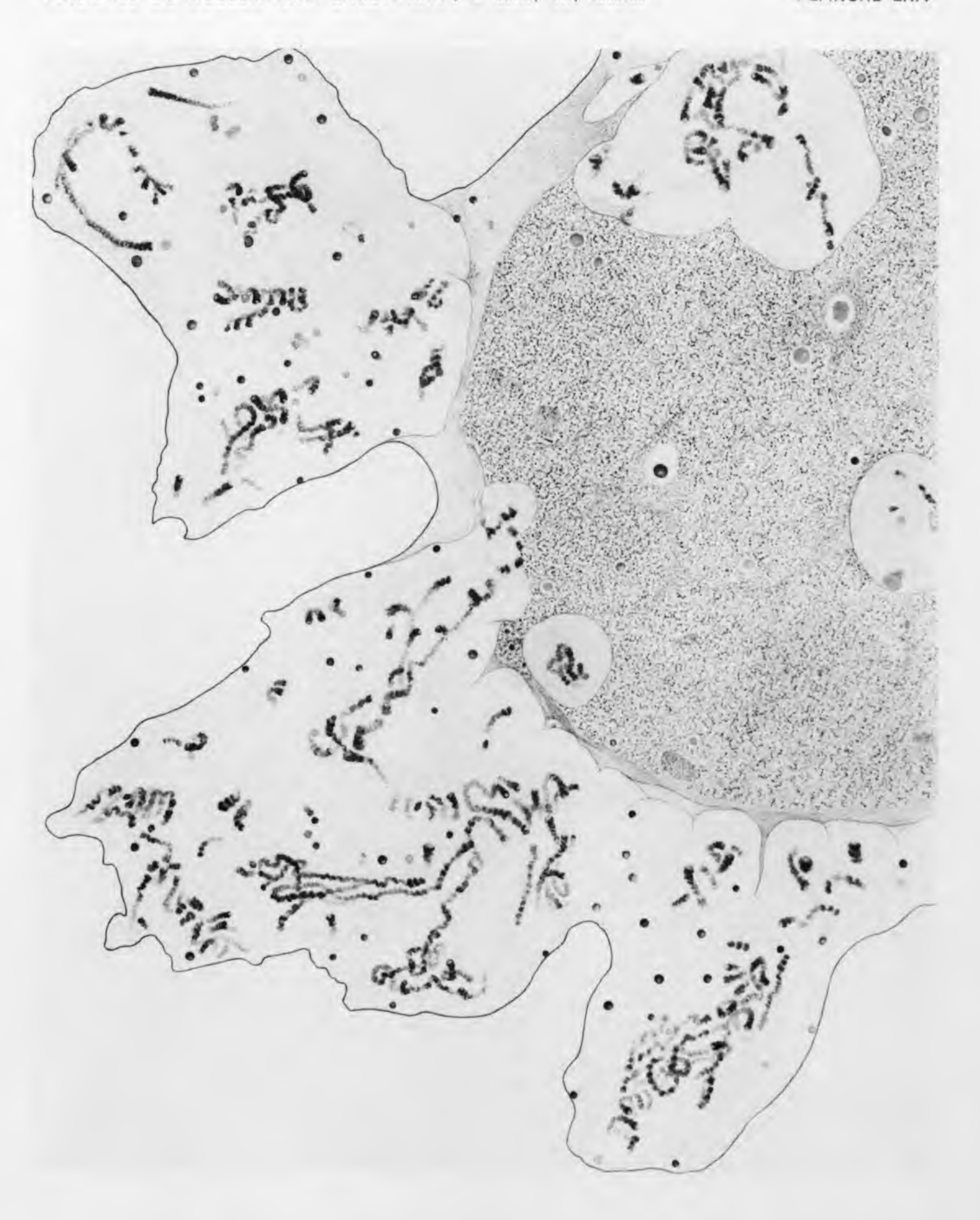


PLANCHE LXIV

Thalassophysa sp.

Noyau après imprégnation osmique. Zone axiale des cordons nucléoliens ayant très vivement réduit l'osmium et présentant un aspect noduleux (spiralisation ?). Cortex de ces cordons mal délimité sur la préparation.



Source : MNHN, Paris

LE PRÉSENT OUVRAGE, RÉALISÉ PAR LE MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE DE PARIS, A ÉTÉ ACHEVÉ D'IMPRIMER EN OCTOBRE 1960, SUR LES PRESSES DE L'IMPRIMERIE A. LAHURE A PARIS

CONSEILLER TECHNIQUE ET ARTISTIQUE L. MÉRY

ARCHIVES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE,

de format in-4° avec planches, paraissent depuis 1802 :

1re à 4e SÉRIE, sous le titre de : **Annales, Mémoires, Nouvelles annales, Archives,** 1802-1861. Épuisés.

5e SÉRIE : **Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle,** 46 vol. 1865-1919. Épuisés en partie.

6e SÉRIE : **Archives du Muséum national d'histoire naturelle.**

T. I, 1926 à XI, 1934. Liste détaillée sur demande.

T. XII, 1935 - Volume du Tricentenaire, 683 p., fig., portr., 19 pl. Le Muséum national d'histoire naturelle son histoire, son état actuel, par Paul Lemoine, suivi de 64 mémoires.

T. XIII, 1935 - Le Crétacé et le Tertiaire du Sahara soudanais (Soudan, Niger, Tchad), par R. Furon. Crustacés décapodes du Crétacé de Tanout (Damergon, Niger français), par L. Joleaud et Te-You-Hsu. Sur quelques caractères anatomiques du pied des Éléphants. Contribution à l'étude de la formation des phanères unguéales, par H. Neuville.

T. XIV, 1937 - Troisième centenaire du Muséum national d'histoire naturelle. Liste des délégués. Discours. Étude des Opisthobranches des côtes nord de la Méditerranée, par A. Pruvot-Fol. Anatomie des Cypraeidés, par J. Risbec. Recherches sur les caractères ostéologiques des Castoridés, par M. Friant. Sur trois Xyphius échoués sur les côtes des Landes et des Basses-Pyrénées, par P. Arne. **Épuisé.**

T. XV, 1937 - Recherches sur le télencéphale des Ruminants primitifs, par R. Anthony et M. Friant. Recherches sur l'anatomie comparée des graines de Ptéridospermes, par A. Loubière. Contribution à la morphologie et à la systématique des Téléostéens dissymétriques, par P. Chabanaud. **Épuisé.**

T. XVI, 1940 - Un nouveau Téléostéen dissymétrique fossile, originaire du Lutétien du Bassin de Paris, par P. Chabanaud. Le télencéphale des Hippopotamidés, par M. Friant. L'œil des Cétacés, par le Dr A. Rochon-Duvigneaud. Recherches sur l'**Arctonyx dictator** Thomas, par Ach. Urbain et M. Friant. Gorgonides et Alcyonides des collections du Muséum national d'histoire naturelle (1re partie), par G. Stiasny.

T. XVII, 1940 - Variations expérimentales de **Chrysiridia madagascariensis** Less. (Lep. Uraniidae, par R. Catala.)

T. XVIII, 1942 - Mollusques pléistocènes de la Côte française des Somalis recueillis par E. Aubert de la Rüe, par R. Abrard. Nouvelles études descriptives sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale, par R. Heim. Recherches anatomiques sur l'Antilope royale, **Neotragus (Neotragus) pygmaeus** L., par Ach. Urbain et M. Friant.

T. XIX et dernier, 1942 - Études critiques sur les Tetrarhynques du Muséum de Paris, par R.-Ph. Dollfus.

7e SÉRIE : **Archives du Muséum national d'histoire naturelle.**

T. I, 1952 - L'œuvre de Richard Fosse, par Ch. Sannié. Les Corallinacées de France et d'Afrique du Nord, par G. Hamel et Mme P. Lemoine, XVI-137 p., 24 pl. France, 35 NF.; Étranger, 45 NF.

T. II, 1954 - Alfred Lacroix par Jean Orcel. Contributions à l'étude des flores fossiles quaternaires de l'Afrique du Nord, par C. Arambourg, J. Arènes et G. Depape. XXVII-87 p., 7 pl., portrait. France, 25 NF.; Étranger, 30 NF.

T. III, 1954-55 - Jean Becquerel, par Y. Le Grand. Un **Juniperoxylon** particulier dans l'éocène inférieur du Bassin de Paris, par L. Grambast. Cinq espèces de Nématodes chez un Atèle (**Ateles ater,** G. Cuvier, 1823), mort à la Ménagerie du Muséum, par R. Ph. Dollfus et A. G. Chabaud. Recherches anatomiques et biologiques sur les Sphaeropsidales-Phaeodidymae des Fungi Imperfecti, par Ch. E. Zambettakis. XVIII-146 p., 34 pl., portrait. France, 45 NF.; Étranger, 50 NF.

T. IV, 1956 - Louis-Eugène Bouvier, par E. Séguy. Nudibranches du Viet-Nam, par J. Risbec. Les Symphurus marbrés du Complexe Indo-Pacifique tropical, par P. Chabanaud. XXIX-100 p., 26 pl., portrait. France, 38 NF.; Étranger, 45 NF.

T. V, 1957 - Édouard Mérite, par J. Berlioz. Les Hapalocarcinidés du Viet-Nam, par A. Fize et R. Serène. XII-202 p., 18 pl., portrait France, 120 NF.; Étranger, 130 NF.

T. VI, 1958 - Les Champignons hallucinogènes du Mexique, par R. Heim et R. G. Wasson, 324 p., 60 fig., 17 pl., coul., 20 pl. noir, 14 dessins coul., 3 cartes, tableaux et index. France, 280 NF; Étranger, 320 NF.

T. VII, 1960 (sous presse).

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'histoire naturelle, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e). Paiement au comptant ou par chèque bancaire au nom de la Bibliothèque centrale du Muséum ou par versement au C.C.P. Paris 9062-62, Bibliothèque centrale du Muséum.

Ces Archives peuvent aussi s'obtenir par échange.